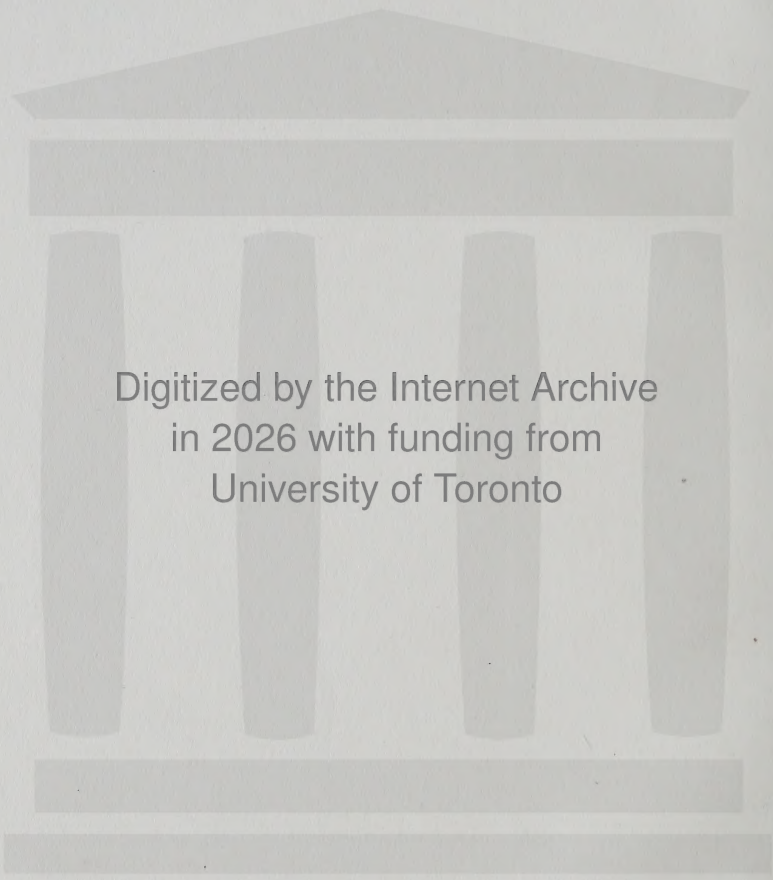
3 1761 05480200 4

UNIV. OF
TORONTO
LIBRARY


Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/lesphnomnesdecon00raba

LES
PHÉNOMÈNES DE CONVERGENCE
EN BIOLOGIE

DU MÊME AUTEUR

Le génie et les théories de M. Lombroso, 1 vol. in-16, 80 pages. Paris, « Mercure de France », 1908.

Le transformisme et l'expérience, 1 vol. in-16 de la « Nouvelle collection scientifique », 312 pages, 21 figures. Paris, F. Alcan, 1911.

La tératogenèse, étude des variations de l'organisme, 1 vol. in-16 de « l'Encyclopédie scientifique », 36 pages, 98 figures. Paris, Doin, 1914.

Recherches sur l'hérédité et la variation, Étude expérimentale et théorie physiologique, 1 vol. in-8°. 316 pages, 16 figures. Publication du « Bulletin biologique », 1919.

L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes, 1 vol. in-8°, 150 pages. Publication du « Bulletin biologique », 1919.

Eléments de biologie générale, 1 vol. in-8° de la « Bibliothèque de philosophie contemporaine », 444 pages et 51 figures. Paris, F. Alcan, 1920.

L'hérédité, 1 vol. in-16 de la « Collection Armand Colin », 180 pages et 34 figures. Paris, 1921.

L'adaptation et l'évolution, 1 vol. in-8° de la « Bibliothèque de synthèse scientifique », 284 pages, 81 figures. Paris, Et. Chiron, 1922.

J.-H. Fabre et la science, 1 vol. in-16, 144 pages, 6 figures et 4 portraits. Paris, Et. Chiron, 1925.

SUPPLÉMENTS
au BULLETIN BIOLOGIQUE DE FRANCE ET DE BELGIQUE

SUPPLÉMENT VII

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

LES PHÉNOMÈNES DE CONVERGENCE EN BIOLOGIE

PAR

ETIENNE RABAUD

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

210067
9:3:27

PARIS
Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, Boulevard Raspail
Les Presses universitaires de France, 49, Boulevard Saint-Michel
LONDRES
DULAU & C°, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

1925

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Etienne RABAUD

LES PHÉNOMÈNES DE CONVERGENCE EN BIOLOGIE

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION

Signification et valeur des formes. Valeur relative des faits. Les formes, le fonctionnement et la manière de vivre. Leurs relations d'après Cuvier ; le point de vue transformiste de l'*adaptation morphologique*. Les deux points de vue s'appuient sur des comparaisons anatomiques ; prédominance de la morphologie ; les dispositions anatomiques s'enchaîneraient et assureraient le fonctionnement ; l'une quelconque d'entre elles impliquerait toutes les autres (p. 9).

La concordance entre les formes et les conditions de vie est illusoire ; les rapports entre les formes et les conditions d'existence sont quelconques. L'objection des *Formes convergentes*. La similitude extérieure ne résulterait-elle pas de la similitude des influences extérieures ? Une même action s'exerçant sur des objets différents ne donne pas le même résultat. La question des convergences se ramène-t-elle au problème général de l'adaptation ? (p. 11)

La méthode à suivre. Les formes ne renferment pas leur propre explication ; l'analyse de l'organisme entier s'impose, ainsi que celle des rapports de cet organisme avec les autres. La comparaison doit s'étendre à tous les objets comparables relativement à la question posée. Toute comparaison limitée reste stérile. La méthode biologique est la seule possible ; elle fait appel à toutes les disciplines de la biologie. Elle porte sur les organismes vivants (p. 12).

L'application de la méthode conduit à substituer à l'étude des *formes convergentes*, celle des *phénomènes de convergence* (p. 14).

CHAPITRE PREMIER

LES APPENDICES PRÉHENSILES

L'analyse approfondie d'un cas déterminé aide à l'analyse des autres. Les *appendices préhensiles* présentent diverses facilités d'études.

Pages

1. **Le type morphologique de l'appendice préhensile** 15
Ce type correspond aux pattes antérieures des Mantides. Morphologie de *Mantis religiosa* et des Mantides; leur comportement.

2. **La convergence « préhensile »** 20
Les Mantispes; ressemblances et différences avec les Mantides; analogie des proportions relatives et de l'attitude (p. 20). Les Squilles; aspect extérieur comparé à celui des Mantes; analogies entre parties non homologues. Morphologie du 2e péréiopode. Inversion du jeu des articulations de la « pince ». Les autres péréiopodes (p. 22).
La convergence morphologique répondrait-elle à une nécessité fonctionnelle (p. 26) ?

3. **Les Variétés morphologiques des « appendices préhensiles »**. . . 26
A. *Les carnassiers* (p. 27).
a) *Les Insectes*. Les Ranâtres. — Les Nèpes. — Les Bélostomes. — *Naucoris cimicoïdes*. — *Phymata crassipes*. — *Prostemma guttula*. — *Saga pedo* (p. 27).
b) *Les Crustacés*. La forme préhensile n'affecte pas un péréiopode déterminé. *Microprotopus maculatus*; — les Gammares et les *Niphargus* ; appendice préhensile et pince didactyle ; *Unciola crenatipalmata* et le dimorphisme sexuel des appendices ; le dimorphisme sexuel de *Phronima sedentaria*. Les Crustacés décapodes. L'ensemble du corps des Crustacés dans ses rapports avec l'existence d'une pince didactyle (p. 38).
e) *Les Scorpionides et les Aranéides*. *Buthus europæus* et *Euscorpius flavicaudis* ; le fonctionnement comparé des pinces chez les Scorpions et les Crustacés. Les chélicères et leur fonctionnement ; leur rôle dans la capture des proies (p. 45).
B. *Les Phytophages. Formes préhensiles non fonctionnelles* (p. 50).
Les Cigales, paradoxe morphologique. — *Ischnodemus sabuleti* et *Beosus luscus*. — *Syromastes marginalis*. — *Alydus lateralis*. — *Bothriostethus annulipes*. Les Ephippigères. — Les *Œdemera*. — *Leucospis gigas* et divers autres Chalcidiens (p. 50).

CHAPITRE II

FONCTIONNEMENT PRÉHENSILE EN DEHORS DE LA FORME PRÉHENSILE

Y a-t-il capture de proie vivante sans appendices préhensiles ?

1. **Les Réduvides**. 65
Ces Hémiptères capturent des proies vivantes à la manière des Mantes.
Nabis lativentris. — *Reduvius personatus*. — *Harpactor iracundus*. — *Pirates stridulus*. — *Coranus ægyptius*.

2. **Les Gerrides** 70
Velia currens. — *Gerris paludum*. — *Limnobates stagnarum*.

Pages

En dépit de la gracilité de leurs pattes antérieures inermes, tous capturent avec ces pattes. Inactivité locomotrice des pattes antérieures de *G. paludum* et *V. currens* ; elle n'est pas corrélative du fonctionnement préhensile ; l'antagonisme n'existe nulle part.

3. **Notonectes et Corises** 74
Les Notonectes ; la dent distale du fémur moyen ; Les Corises ; dimorphise sexuel des tarses antérieurs.

4. **Les Diptères carnassiers** 78
Scatophaga stercoraria. — *Machimus pilipes*.

5. **Les Araignées thomisides** 82

CHAPITRE III

RÉGIME CARNASSIER ET CAPTURE DES PROIES

Tous les Arthropodes carnassiers capturent-ils avec leurs pattes ? Les incapacités d'ordre anatomique et le comportement.

1. **Les Guêpes** 85
Elles poursuivent des Diptères et les capturent avec les mandibules.

2. **Les Orthoptères phasgonurides** 85
Phasgonura viridissima et l'armure puissante de ses pattes antérieures ; les Phasgonurides à régime mixte. Aucun d'eux ne capture avec les pattes.

3. **Cicindèles, Carabes et Staphylins** 87
Les Carabes poursuivent, mandibules ouvertes (p. 87).
Les Cicindèles et les Staphylins se comportent de la même manière. Leurs pattes antérieures sont pourtant armées ; celles des Staphylins ont le type préhensile ; la souplesse des Staphylins ajoute à la similitude (p. 88).
Les formes préhensiles ne correspondent pas constamment à un régime carnassier et ne servent pas toujours à capturer (p. 91).
La forme n'aurait-elle qu'une importance de second plan ?
L'analyse d'autres faits de convergence s'impose (p. 92).

CHAPITRE IV

QUELQUES AUTRES CONVERGENCES MORPHOLOGIQUES

I. **LES VERTÉBRÉS PISCIFORMES** 93
Convergence particulièrement frappante. La forme des Poissons supposée adéquate de leur mode d'existence. Situation variable des appendices pairs postérieurs et du bassin.

1 **Comparaison des Vertébrés pisciformes** 95
Cétacés ; Siréniens ; Pinnipèdes. La convergence s'effectue par des moyens différents ; le mode d'existence n'est pas exactement le même. Les Reptiles pisciformes fossiles. Entre ces divers

Pages

groupes, la ressemblance est superficielle. Elle correspond à une analogie éthologique. Le problème est le même que pour les appendices préhensiles. La comparaison des divers types montre une grande diversité (p. 95).

La similitude fonctionnelle est complète ; la progression des Cétacés dans l'eau résulte des mouvements de la colonne vertébrale ; les appendices n'interviennent pas. C'est également le cas chez les Poissons : l'absence des nageoires ne modifie pas le mode de déplacement. Les Phoques ne nagent pas avec leurs membres antérieurs. La constitution des appendices ne correspond donc pas à la manière de vivre (p. 98).

2. **Dispositions pisciformes en dehors de la vie aquatique** 101

Les Seps, Reptiles à vie terrestre ; leurs pattes ne servent pas dans la marche rapide.

3. **Le fonctionnement indépendamment de la forme** 102

Nombre de Vertébrés munis de pattes ne les utilisent pas dans la nage ; les Tritons, les Crocodiles. L'analogie fonctionnelle ne dépend ni de la forme, ni de l'habitat ; des animaux terrestres immergés se comportent de la même manière. Serpents et Anguilles.

4. **L'éthologie indépendamment de la forme** 104

Mammifères aquatiques à conformation non pisciforme. Loutres, Rats d'eau, Ours blancs. Leur éthologie est comparable à celle des Pisciformes ; leur forme ne diffère pas des espèces voisines à vie strictement terrestre. Ils nagent sans utiliser leurs pattes. L'opposition entre la forme et l'éthologie ressort si on compare ces Mammifères aux Pinnipèdes. La conformation pisciforme restreint l'activité de l'animal. Les Poissons marcheurs.

5. **Conformation pisciforme et convergence** 106

La conformation pisciforme ne correspond pas à la conception morphologique de la convergence.

II. **LES ANIMAUX VOLANTS** 106

Les animaux volants posent la question d'une manière un peu différente.

1. **Les Oiseaux** 107

Disposition anatomique de l'aile ; dimensions relatives des parties. La ceinture scapulaire. La musculature. L'aile et la possibilité de voler.

2. **Les Chéiroptères et la convergence aliforme** 110

Examen comparatif des dispositions anatomiques ; analogies et homologies ; les différences.

3. **Convergence aliforme des Vertébrés et fonctionnement** 112

La convergence morphologique implique-t-elle le fonctionnement ? Tous les Oiseaux ne volent pas quoique possédant des ailes bien conformées ; c'est une question de musculature plus encore que de surface portante. Les Galéopithèques, les Ptéromys correspondent aux Oiseaux marcheurs. Dragons volants et Rhacaphores.

Pages

4. **Les ailes des Insectes et le vol** 114

L'examen des Insectes fait ressortir l'absence du rapport nécessaire entre l'existence d'ailes et la possibilité de voler.

Les Diptères ; dimensions relatives variables des ailes ; leur raccourcissement expérimental ne supprime pas forcément le vol. Les Hyménoptères ; l'amputation des ailes postérieures et le vol. Les Lépidoptères et les conditions du vol ; dimensions de l'aile, volume et poids du corps. La puissance musculaire a plus d'importance que l'étendue de la surface portante. Les Odonates fournissent des faits analogues. Absence des masses musculaires avec persistance des ailes. Les élytres des Coléoptères ; elles n'interviennent pas dans le vol : ce sont, morphologiquement, des ailes.

III. PLANTES EN CAPITULE, PLANTES EN OMBELLE ET PLANTES IMMERGÉES 118

Les plantes en capitule ou en ombelle n'ont en commun que le mode d'inflorescence ; par rapport à lui, les conditions de vie sont quelconques. Les plantes immergées ; la forme de leurs feuilles ne dépend pas de l'habitat.

L'absence de rapport entre la forme et la manière de vivre est un phénomène général.

CHAPITRE V

CORRÉLATION ET ADAPTATION MORPHOLOGIQUES

I. LES CORRÉLATIONS 121

L'ensemble des faits s'oppose à la conception des corrélations morphologiques de Cuvier. Cette conception est née de l'étude de divers Vertébrés. L'analyse qui précède laisse des doutes sur sa valeur ; elle dérive d'une erreur de méthode. Les exemples fournis par Cuvier, celui des Mammifères herbivores notamment, ne résistent pas à l'analyse.

1. **Conformation préhensile et corrélation** 123

Le cas des appendices préhensiles correspond trait pour trait à celui des Mammifères herbivores ; il n'y a pas un type morphologique d'Arthropode carnassier. Chacune des parties du « type préhensile » manque ou existe seule. La hanche longue des Blattes, des Satyrides. Le prothorax long et l'insertion des hanches. Les dimensions des parties ne se compensent pas.

2. **Conformation pisciforme et corrélation** 125

La question se pose de la même manière et les faits sont analogues.

3. **Dispositions aliformes et corrélation** 126

II. LES COAPTATIONS 127

Les parties qui s'ajustent, bien que se développant indépendamment et à distance (p. 127). Conclure de cause à effet dérive d'investigations unilatérales (p. 128). L'encoche fémorale qui loge l'ongle

Pages

tibial des Mantes et des Nèpes (p. 129). L'engrènement des épines fémoro-tibiales ; les pinces des Crustacés décapodes ; l'ajustement n'est pas le cas général ; les pinces des Scorpions et des Chernètes (p. 129). Le cas des pinces d'*Euscorpius flavicaudis* et de *Phalangium opilio* (p. 131). La coaptation fémoro-tibiale des Chalcidiens ; celle des Criquets. La gouttière fémorale des Phasgonurides, imperfections ou impossibilité du contact (p. 132). Gouttières sans emploi. Les « fausses coaptations », *Chlœnius velutinus*, *Steropus madidus*, *Syromastes marginalis*, *Ischnodemus sabuleti*, etc. (p. 134). Les dispositions inverses : fémur sans gouttière des Réduvides et de Gerrides (p. 136). L'ajustement des parties n'a pas de valeur fonctionnelle ; il ne constitue pas une corrélation morphologique (p. 137).

II. ADAPTATION ACTIVE ET PRÉADAPTATION 137

L'hypothèse des phytophages devenant carnassiers et des carnassiers devenant phytophages ; elle s'applique à tous les cas de convergence (p. 137). Le passé des animaux nous est inconnu. Pattes postérieures à forme préhensile ; pattes inermes excellents instruments de capture ; les Insectes à régime mixte (p. 138).

L'hypothèse préadaptationniste ; elle est arbitraire. La Cigale, préadaptée au régime carnassier ; l'affinité physiologique manque seule (p. 139). L'hypothèse ne concorde pas avec les faits ; la répartition des « caractères » est indépendante du régime ; certaines formes préhensiles ne peuvent pas devenir fonctionnelles : cas des Chalcidiens (p. 140). Le « caractère » physiologique suffit sans « préadaptation » morphologique (p. 140). Les carnassiers qui n'utilisent pas leurs pattes, bien que « préadaptées » (p. 140). L'adaptation morphologique, quel qu'en soit le moyen, ne répond pas aux faits (p. 141).

CHAPITRE VI

LA CONVERGENCE PHYSIOLOGIQUE

Où est le lien qui groupe les organismes ? Les animaux carnassiers ont en commun le régime alimentaire ; c'est une *convergence physiologique*, réaction d'ordre constitutionnel. Ce n'est pas une adaptation fonctionnelle : c'est une propriété fondamentale de la substance vivante (p. 142). Elle ne supprime pas les différences qui séparent les organismes ; elle indique un mode de réaction du système nerveux (p. 143). L'effet immédiat n'est pas toujours le même : il porte sur les mandibules ou sur les pattes. Les connexions nerveuses entrent en ligne de compte ; l'excitant externe porte sur des terminaisons périphériques différentes (p. 145). Les conditions d'existence ont, pour l'organisme, plus d'importance que les dispositions anatomiques (p. 146).

La vie aquatique est une convergence du même ordre ; l'attraction par l'eau. L'hygrophilie n'implique pas une manière de

Pages

nager; les voies réflexes peuvent différer; mouvements ondulatoires et battement des pattes. La réaction est spécifique (p. 147).

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS

Tous les faits concourent à la même conclusion; il n'y a pas de relation nécessaire entre la forme et le genre de vie. Tout coïncide avec tout. Les organes en excès (p. 150).

Comment comprendre la convergence morphologique? L'orthogenèse n'est que le développement parallèle d'organismes parents; elle ne correspond pas au phénomène (p. 152).

Les faits de convergence sont des faits de coïncidence de l'ordre des probabilités. Ils traduisent le métabolisme embryonnaire de l'organisme (p. 152). Les dispositions « anormales » éclairent le phénomène par comparaison avec les dispositions « normales » analogues (p. 154). Le cas des organes des sens, des yeux en particulier; l'analogie dissimule des divergences importantes. C'est une convergence très générale; elle ne dérive pas du comportement; elle représente la traduction morphologique d'une propriété fondamentale de la substance vivante (p. 155).

Les convergences proprement dites sont de l'ordre des coïncidences. Elles soulèvent la question de la « répétition des formes ». Elles tiennent à la parenté des organismes, se confondent avec les convergences et ne sont que des analogies plus ou moins proches. Toutes ne sont pas également susceptibles de vivre (p. 158).

Du point de vue morphologique, les convergences n'ont donc pas une valeur très grande (p. 160). La mise en série de formes semblables ne procure aucune connaissance utile; elle ne légitime aucune hypothèse. Les comparaisons ne permettent pas de sortir du domaine morphologique. Il faut mettre sur le même plan tous les phénomènes vitaux. Le métabolisme et l'intéraction des parties; les *corrélations physiologiques*; elles n'impliquent pas les corrélations morphologiques (p. 161). La signification des formes ne peut être tirée que d'une étude de toutes les propriétés de l'organisme. Importance des propriétés physiologiques. Les affinités mènent l'animal; les organes sans emploi. Ces affinités retentissent sur le métabolisme : le cycle évolutif des Trématodes (p. 162).

Les affinités sont spécifiques; elles se manifestent en fonction des conditions; les individus d'une même espèce se comportent de manière semblable dans les mêmes conditions, habituelles ou inaccoutumées. La notion de convergence s'élargit; son application au comportement de l'homme. Les phénomènes de convergence se relient aux manifestations mentales. La solution des problèmes biologiques exige la recherche et l'étude de tous les faits, morphologiques, physiologiques et éthologiques (p. 163).

INTRODUCTION

Sous une apparence d'extrême simplicité, la question de la signification des formes des organismes est, au fond, parmi les plus complexes. Si elle n'a point paru telle aux naturalistes et n'a pas retenu leur attention autant qu'elle le méritait, c'est que, l'ayant examinée d'une façon très superficielle, ils ont accepté la première solution qui semblait s'accommoder avec les faits. A leurs yeux, les formes ont pris une importance exceptionnelle ; ils leur confèrent le pouvoir de résoudre la plupart des problèmes biologiques.

Cette croyance répond-elle à la réalité ? et ne serait-ce pas précisément le cas de répéter que, si les faits sont tout, ils ne sont cependant rien ? Faut-il redire que leur valeur dépend de leur nature, de leur nombre, des rapprochements qu'ils suggèrent et des rapports qu'ils soutiennent les uns avec les autres ? Depuis longtemps banale en d'autres disciplines, cette vérité acquiert à peine droit de cité parmi les naturalistes. Implicitement ou non, ils considèrent comme définitif un certain groupement de faits et lui attribuent une valeur absolue, se refusant à apercevoir qu'ils interprètent en faisant intervenir des notions tout à fait étrangères aux données strictes de l'observation ou de l'expérimentation.

Sans discussion aucune, les naturalistes admettent une relation étroite, quel qu'en soit le moyen, entre les formes, les fonctionnements et les manières de vivre. Certains faits, à coup sûr, paraissent impliquer cette interprétation comme seule possible. L'interprétation, cependant, s'établit à deux points de vue différents, voire opposés, quand il s'agit de la nature des rapports entre les fonctionnements, les manières de vivre et les formes. Le point de vue de Cuvier, ou des *corrélations*, qui attri-

bue aux diverses parties de l'organisme un enchaînement morphologique visant un but, tend à renaître de ses cendres. Il s'oppose au point de vue transformiste, suivant lequel se produirait une *adaptation morphologique*, soit par influence directe du milieu, soit par sélection des formes avantageuses.

Les deux points de vue ne diffèrent pas essentiellement. Tous deux dérivent d'un procédé de recherche unilatéral, qui consiste à tirer les interprétations des comparaisons anatomiques. A cet égard, l'influence de Cuvier persiste et domine. Suivant lui, comparer les divers animaux de façon à faire ressortir les ressemblances et les différences des organes doit suffire pour « en déduire des conclusions très remarquables sur la nature et l'usage de chaque organe et de chaque forme d'organe » ; plus loin il ajoute : « souvent il a suffi d'un seul fait d'anatomie comparée pour détruire un échafaudage entier d'hypothèses physiologiques [1] ».

Cette subordination étroite de la physiologie à la morphologie se fondait sur la conception générale de Cuvier relative aux rapports que soutiennent entre elles les diverses parties d'un organisme. La comparaison d'animaux divers montre, entre les organes correspondants, des conformations différentes ; si chacune d'elles s'alliait successivement avec les autres, des combinaisons multiples existeraient ; mais toutes n'existent pas, parce que les organes, loin d'être simplement rapprochés, concourent à un but commun. Les modifications subies par les uns influent sur les autres ; certaines s'excluent, d'autres s'appellent, soit que les organes aient un rapport immédiat ou paraissent éloignés [2].

Ainsi, la disposition anatomique implique le mode de fonctionnement et le domine ; les parties sont liées entre elles de telle manière que leur fonctionnement en soit assuré dans les meilleures conditions ; connaître l'une quelconque de ces parties suffit pour connaître, sans autre examen, la plupart des autres avec leur usage. D'une partie de l'appareil digestif, par exemple, on déduit à la fois toutes les parties de ce canal et le régime alimentaire [3]. Il s'ensuit, par voie de conséquence

[1] G. Cuvier, *Anatomie comparée*, t. I, p. XVIII.
[2] G. Cuvier, *ibid.*, pp. 48 et 49.
[3] G. Cuvier, *Ibid.*, pp. 56 et 57.

nécessaire, qu'à la même forme correspond toujours la même fonction.

La conception de Cuvier marquait, sans doute, un progrès sur les précédentes. Toutefois, croyant envisager les animaux dans leur ensemble pour en tirer les « lois de l'organisation », Cuvier envisageait exclusivement la constitution anatomique, la tenant pour seule essentielle et prétendant tout en tirer. La conception transformiste qui a suivi n'a guère modifié ce point de vue fondamental. Qu'il s'agisse de modifications dues à l'influence directe du milieu, ou d'une variation retenue par sélection, ce sont encore et toujours les considérations d'ordre morphologique qui entrent seules en ligne de compte. En toute occurrence, les naturalistes s'intéressent exclusivement à la signification de ces formes et s'appliquent à mettre en évidence des rapports étroits de concordance entre elles et les conditions de vie des animaux.

J'ai précédemment montré combien cette concordance était illusoire dans un très grand nombre de cas [1], dans ceux-là mêmes où elle paraissait le mieux établie. Lorsqu'on analyse les faits avec une suffisante précision, on se trouve invariablement amené à conclure que la forme est toujours quelconque par rapport aux conditions d'existence, car les mêmes formes coïncident avec des conditions très différentes, tandis que des formes différentes, voire opposées, coïncident avec des conditions identiques.

Cette démonstration, toutefois, en dépit de son caractère général, laisse subsister une objection, très forte en apparence, celle des *Formes convergentes*. Des organismes existent, différents les uns des autres par leurs traits essentiels, mais qui se ressemblent néanmoins, soit par une ou plusieurs dispositions anatomiques, soit par l'ensemble de leur forme extérieure. Et cette similitude morphologique, si remarquable par elle-même, coïncide précisément avec une similitude éthologique. L'aspect pisciforme de Reptiles et de Mammifères aquatiques, la transparence des animaux pélagiques appartenant aux groupes les

[1] Etienne Rabaud, *L'Adaptation et l'Evolution*. Paris, Chiron, 1922.

plus divers, constituent les exemples les mieux connus de cette convergence (1).

Assurément, quand on a compris que l'adaptation morphologique correspond à une apparence mensongère, on ne manque pas de soupçonner que les formes convergentes correspondent également à une apparence du même ordre. Les faits, toutefois, paraissent notoires, et d'excellents naturalistes parmi les meilleurs n'hésitent pas à admettre que cette similitude extérieure résulte de l'action de causes identiques sur des organismes originairement différents (2). Pourtant, il semble, *a priori*, que la similitude, indiscutable en fait, ne saurait précisément résulter d'influences identiques. Pareil phénomène serait tout à fait étranger aux données de l'observation la plus courante : une même action s'exerçant sur les objets différents ne saurait donner, dans tous les cas, le même résultat. Et ce serait bien le même résultat que de produire des formes, sinon identiques, du moins extrêmement voisines. Ou bien il faudrait admettre que certaines conditions éthologiques exigent certaines formes, sous peine de mort. Or, je viens précisément de rappeler que, tout au contraire, la forme est toujours quelconque en regard des conditions éthologiques.

La question des convergences demande donc à être reprise, afin de rechercher si elle se ramène au problème général de l'adaptation et admet, en conséquence, la même solution, ou si elle correspond à un phénomène d'une toute autre nature et comporte une solution spéciale.

Pour en décider, quelle méthode suivre ? Nous conformant à la tradition, tenterons-nous de retirer la signification des formes d'une étude limitée à ces formes mêmes ? Procéder ainsi revient, ce semble, à vouloir extraire de la morphologie beaucoup plus qu'elle ne renferme ; et il y a quelque contradiction à prendre comme explicatif cela même qu'il faut expliquer. Sans doute, les données physiologiques ou éthologiques ne sont pas entièrement négligées, mais elles sont, le plus souvent,

(1) Les faits de mimétisme, qui constituent d'indubitables convergences de formes ne comportant pas nécessairement une similitude éthologique, sont généralement exclus des faits de convergence. Nous verrons ultérieurement ce qu'il faut penser de cette exclusion.

(2) Alf. Giard, *Controverses transformistes*. Paris, 1903, p. 159.

superficiellement recueillies : l'observateur fonde son interprétation sur un renseignement hâtif. C'est ainsi que Cuvier a construit tout son système des corrélations. Les déductions sur la structure du tube digestif des animaux à sabots en est l'illustration la plus expressive. L'abus ne fait aucun doute ; la morphologie ne se suffit pas plus à elle-même que ne se suffiraient la physiologie ou l'éthologie, si l'on prétendait tirer d'elles leur propre explication.

En fait, on ne peut apprécier la valeur d'une disposition morphologique qu'en analysant avec une égale rigueur tous les détails de cette disposition, l'ensemble de l'organisme auquel elle appartient, le fonctionnement des parties examinées et les conditions éthologiques de l'organisme intéressé. C'est une étude constamment parallèle de toutes les manifestations de l'individu entier à laquelle il importe de procéder, entendant ainsi : constitution morphologique, manière de vivre, fonctionnement. Il faut se garder, d'ailleurs, de limiter ses recherches à une partie isolée ou à quelques parties supposées liées : quel que soit l'objet particulier de la recherche, celle-ci doit toujours envisager l'ensemble de l'organisme.

Et non seulement la recherche ne se bornera point à examiner une partie dans un organisme, mais encore elle se gardera d'envisager cet organisme isolément. De la forme, du fonctionnement, de l'éthologie d'une espèce considérée, elle rapprochera la forme, le fonctionnement, l'éthologie d'autres espèces ; elle examinera si un fonctionnement ou une éthologie comparables ne coïncident pas avec des dispositions morphologiques différentes ; ou si, inversement, des dispositions morphologiques très voisines ne coïncident pas avec un fonctionnement ou une éthologie différentes. Constamment aussi la comparaison s'étendra, et on ne lui reconnaîtra d'autres limites que de porter sur des objets comparables, relativement à la question posée : elle s'étendra autant que nécessaire.

Telle est la seule méthode véritablement féconde. C'est, il est vrai, une méthode généralement négligée. A l'ordinaire, et en vertu d'une longue tradition, la comparaison porte sur un organe ou un système considérés dans leur forme, à peine éclairée par des indications physiologiques sommaires relatives à cet organe ou à ce système. Ainsi limitée la comparaison ne

fournit et ne peut fournir que des résultats inexacts, pour le moins incomplets; en aucune façon elle ne renseigne utilement sur la signification véritable des parties envisagées et l'effort qu'elle nécessite s'exerce, finalement, en pure perte. Au surplus, toute comparaison restera également stérile tant qu'elle demeurera limitée à un objet ou à un phénomène. Substituer à l'anatomie comparée, la physiologie comparée ou l'éthologie comparée n'aboutirait pas à un meilleur résultat; la recherche n'en serait pas moins unilatérale et, partant, arbitrairement limitée. Au contraire de ces méthodes restrictives nécessairement stériles, le naturaliste, qui se livre à l'analyse des phénomènes vivants pour essayer d'en comprendre la signification, emploie une méthode qui les comprend toutes, qui met tour à tour en œuvre, accordant à chacune la même valeur relative, les diverses disciplines de la biologie : la méthode biologique, sans épithète.

Ce que le naturaliste étudie, en effet, ce ne sont pas seulement des organismes morts, réduits à leur résidu morphologique, mais des organismes vivants, qui ont une forme, un fonctionnement, une manière de vivre, toute une activité faite d'éléments complexes et multiples, étroitement associés de telle sorte qu'ils font en quelque mesure partie intégrante les uns des autres. Chacun mérite au même titre, une analyse approfondie et la connaissance des uns aide nécessairement à la connaissance des autres, sans qu'il y ait lieu d'accorder aux uns plus d'importance qu'aux autres.

Les questions que posent les faits de convergence imposent évidemment l'application de cette méthode biologique; nous allons l'appliquer sans aucune réserve. En conséquence, l'étude qui va suivre ne sera pas celle des *formes convergentes* : avec la méthode, le cadre s'élargit et l'étude sera celle des *phénomènes de convergence* dans leur ensemble.

CHAPITRE PREMIER

LES APPENDICES PRÉHENSILES

En abordant cette étude, on ne peut songer à examiner en bloc tous les faits de convergence. Chacun d'eux comporte, dans l'application de la méthode générale, des modalités particulières et il convient, avant tout, de procéder par ordre. D'ailleurs, l'analyse approfondie d'un cas déterminé aidera puissamment à l'analyse des autres. J'ai porté mon choix, comme offrant à la recherche de grandes commodités, le cas des *Appendices préhensiles*.

Appartenant exclusivement aux Arthropodes, ces appendices constituent un matériel peu encombrant, facile à recueillir, facile à conserver vivant, se prêtant, par suite, aux investigations variées que nécessitent les comparaisons diverses auxquelles il faut procéder.

1. Le type morphologique de l'appendice préhensile.

La désignation d' « appendice préhensile », de « patte ravisseuse », évoque un type morphologique bien déterminé, qui correspond aux pattes antérieures des Insectes Orthoptères du groupe des Mantides dont le type est *Mantis religiosa* L. Ces pattes sont caractérisées par leur aspect général, et celui-ci résulte de la conformation de trois de leurs segments : la hanche, le fémur et le tibia (fig. 1)

Proportionnellement au fémur, la *hanche* est très longue (13 à 14 mm.) ; sa longueur équivaut environ aux 2/3 de celle du fémur (16 à 17 mm.), tandis que, le plus habituellement, ce segment est extrêmement court. Très rapprochées

l'une de l'autre sur la ligne médiane, les deux hanches s'insèrent sur le prothorax, environ à l'union du quart antérieur avec les trois quarts postérieurs (fig. 2). Au repos, elles se replient d'avant en arrière tout le long du prothorax, s'appli-

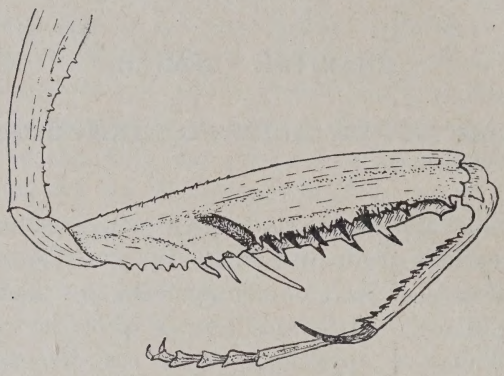


Fig. 1. — Partie antérieure de *Mantis religiosa*, vue par la face interne. On aperçoit les détails de l'armure du fémur et du tibia, l'ongle tibial et l'encoche fémorale qui le reçoit en flexion forcée.

quant contre sa face inférieure. Ces hanches sont prismatiques à section triangulaire et portent, sur chacune de leurs trois arêtes, une série de courtes épines.

Le *fémur* fait suite à la hanche par l'intermédiaire d'un tro-

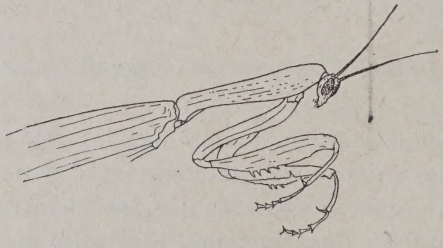


Fig. 2. — *Mantis religiosa*. Vue d'ensemble pour montrer les proportions relatives du thorax et des segments de la patte antérieure.

chanter peu développé. Très large dans le sens supéro-inférieur et relativement peu épais, le fémur a deux faces latérales larges, une face inférieure et une supérieure étroites. Les faces latérales sont lisses et glabres ; vers la partie moyenne de la face interne existe une dépression longitudinale, oblique, qui

loge l'angle du tibia en flexion forcée. — La face supérieure très étroite ne présente aucun accident à signaler. — La face inférieure, légèrement concave, a l'aspect d'un sillon; elle est bordée par deux rangées d'épines, l'une en dedans, l'autre en dehors : en dedans 6 longues et 7 courtes, les cinq premières régulièrement intercalées ; en dehors, 4 seulement, à peu près égales et assez espacées. Toutes, obliquement plantées de la base vers l'apex, occupent la moitié distale du fémur, en avant du sillon latéral interne. En arrière de ce sillon, la face inférieure est limitée par une fine denticulation. A la limite des deux parties, oblique de dedans en dehors et d'arrière en avant, se trouvent 4 épines dont la plus antérieure occupe le milieu de la gouttière et correspond aux deux dernières épines latérales. Cette face inférieure porte donc une armure fort puissante, qui donne au fémur une apparence caractéristique.

L'apparence est encore accrue par la conformation du *tibia*. C'est une lame courbe, à convexité supérieure, qui mesure, en ligne droite, 8 à 9 millimètres. S'articulant directement avec le fémur, ce segment s'amincit de son extrémité proximale à la distale ; il est prismatique triangulaire. L'une de ses faces, inférieure, regarde la face correspondante du fémur ; à droite et à gauche, cette face est bordée par une rangée d'épines égales. Le tibia est prolongé par un ongle fort et pointu.

La limite « normale » du tibia est marquée par l'insertion des tarses, qui s'effectue latéralement : ces tarses ne présentent aucune particularité notable.

Au repos, le tibia se rabat complètement sur le fémur et les épines du premier viennent buter contre les épines du bord *interne* du second ; par suite, le tibia correspond seulement à la moitié interne du sillon fémoral. De plus, le contact s'établit difficilement entre les faces opposées du fémur et du tibia : un intervalle marqué persiste toujours ; même une forte pression exercée avec les doigts ne réussit guère à provoquer la coaptation. Seul, l'ongle qui termine le tibia se loge dans la dépression de la face interne du fémur.

Ces pattes antérieures de *Mantis religiosa* tranchent complètement avec les pattes moyennes et postérieures, appendices locomoteurs dénués de toute particularité saillante, aux han-

ches courtes et non contiguës sur la ligne médiane, aux fémurs et tibias longs et grêles.

Par contre, la forme générale du corps, plus spécialement celle du prothorax, semble en accord avec la conformation des pattes antérieures. La Mante religieuse est un animal allongé, plutôt grêle ; son prothorax, mince et long, paraît en harmonie avec les dimensions et la forme des hanches antérieures : au repos celles-ci se placent parallèlement au bord du prothorax, et la longueur des unes correspond à peu près à la longueur de l'autre. Ce prothorax s'articule avec le mésothorax par une articulation très mobile dans tous les sens, si bien que le prothorax peut se placer presque en angle droit avec l'axe du corps. Il faut ajouter que la tête, munie d'yeux assez volumineux, est susceptible de mouvements variés. Cette mobilité de la tête et du prothorax est particulièrement remarquable.

Cet ensemble de dispositions tire un relief particulier de l'attitude et du comportement de l'Insecte. Celui-ci passe une partie de son temps immobile sur une plante, dressé sur ses pattes moyennes et postérieures, les pattes antérieures repliées, segment contre segment, la hanche accolée au prothorax, le fémur en demi flexion sur la hanche et le tibia fléchi sur le fémur. La Mante demeure souvent ainsi, sans bouger ou bougeant peu, durant des heures. Quand une Abeille, une Sauterelle, passent dans son voisinage, la Mante fléchit son thorax et tourne la tête vers sa proie éventuelle ; quand celle-ci arrive tout près, les pattes antérieures se déplient, les hanches projetées en avant, le fémur étendu sur la hanche, le tibia sur le fémur, de telle sorte que les rangées d'épines regardent en bas ; puis l'animal fait un léger mouvement en avant, ses tibias entrent brusquement en flexion : souvent la proie se trouve prise entre fémur et tibia également armés de fortes épines.

Toutes les dispositions morphologiques de la Mante donnent ainsi l'impression d'être en rapport étroit avec cette capture de proies vivantes. La longueur des hanches, leur insertion toute proche de l'extrémité antérieure du prothorax, la dilatation des fémurs, leur armure, celle des tibias, la mobilité du prothorax et de la tête, le volume des yeux, sont autant d'éléments qui font l'appendice préhensile et favorisent son fonctionne-

ment : la concordance entre la constitution morphologique et la manière de vivre de l'animal attire fortement l'attention de l'observateur. La concordance pourrait-elle vraiment être plus étroite ? les hanches augmentent la longueur du membre, le fémur et le tibia forment une pince parfaitement efficace en raison des dents aiguës et solides dont ils sont armés.

A quelques détails près, tous les Mantides, sont construits de la même manière. Les Empuses, qui en diffèrent le plus, n'en ont pas moins une constitution morphologique superposable : elles se distinguent surtout des Mantes, au point de vue qui nous occupe, par les dimensions du prothorax, particulièrement grandes ; ce segment est en effet beaucoup plus long que la hanche, alors que celle-ci, toutes proportions gardées, égale celle de la Mante. Cette ressemblance ne peut surprendre ; les diverses parties du corps de ces Orthoptères sont rigoureusement homologues chacune à chacune ; il ne s'agit pas de convergence, mais de ressemblance familiale témoignant d'une dérivation commune.

Tous les Mantides, de même, se comportent de façon presque identique : tous carnassiers, ils capturent des proies vivantes et, les maintenant avec leurs deux pattes antérieures, les approchent de la bouche et les mangent toutes vivantes. Jamais une Mante ne ramasse une proie morte ou immobile ; jamais, non plus, elle ne poursuit une proie : elle demeure à poste fixe et lance ses pattes antérieures sur ce qui passe à sa portée. A cet égard, les différences entre les diverses espèces sont insignifiantes : on remarque, par exemple, chez l'Empuse, des mouvements plus brefs et plus saccadés que chez Mantis.

Les Mantes, pourtant, se déplacent, et souvent en marchant, surtout les femelles alourdies par les œufs. Quand elles marchent, toutes les pattes servent, les antérieures comme les autres, et l'on ne constate aucune différence dans la façon dont les unes et les autres fonctionnent ; toutes sont également locomotrices. Les tarses antérieurs, notamment, s'accrochent aux rameaux des plantes et aident l'Insecte à passer d'un rameau sur l'autre. La forme si particulière de la patte antérieure ne l'empêche donc pas de fonctionner comme un appendice locomoteur normal.

Retenons le fait, sans y insister pour l'instant.

2. La convergence « préhensile ».

La ressemblance morphologique et fonctionnelle que l'on constate entre les divers Mantides porte sur l'ensemble de l'organisation ; tous ces Insectes forment un seul type, qui réalise au mieux le type de l'appendice préhensile. Nous ne pourrons parler de convergence que s'il existe d'autres Arthropodes ressemblant aux Mantes par l'aspect général de leurs appendices et des caractères paraissant connexes, mais n'ayant avec eux aucun rapport véritable par les traits essentiels de leur organisation.

Les Mantispes.

A cet égard, il convient d'examiner les Mantispes, *Mantispa pagana* F., par exemple (fig. 3.) Les Mantispes ne sont pas des Orthoptères ; ce sont des Névroptères qui diffèrent à première vue d'une Mante par la forme et la disposition des ailes, par la nervation, ainsi que par la forme de l'abdomen. Elles en diffèrent aussi par le mode de développement, par la manière de pondre et par diverses particularités de la constitution anatomique. Si donc, entre des parties isolées d'une Mante et d'une Mantispe existe une ressemblance marquée, elle ne peut être qu'une convergence et nullement une homologie fondamentale. Or, cette ressemblance existe, car les pattes antérieures des Mantispes affectent la forme « préhensile ».

La ressemblance frappe dès l'abord, au point que les différences, cependant essentielles, disparaissent aux yeux de l'observateur : les pattes préhensiles coexistent avec un prothorax très long et une tête très mobile, c'est-à-dire avec les caractéristiques principales du « type préhensile ». Pourtant, un examen plus attentif permet de constater, sous cette ressemblance, des différences assez sensibles qui montrent bien le phénomène de convergence ; celle-ci, d'ailleurs, est aussi bien morphologique que fonctionnelle.

Comme celle des Mantes, la *hanche* des Mantispes est très longue, presque aussi longue que le prothorax ; elle est couverte de spinules courtes, fines, serrées, plantées parallèlement entre elles et couchées de haut en bas. Les deux hanches sont

contiguës sur la ligne médiane, mais elles s'insèrent à l'extrémité même du prothorax.

Un *trochanter* très court relie à la hanche le *fémur* (fig. 4). Dans l'ensemble, la forme de celui-ci est analogue à celle du fémur de la Mante. Très élargi de haut en bas, comme lui, et comprimé latéralement, il a deux faces latérales larges, une face supérieure réduite à un bord et une inférieure étroite. Les faces latérales, lisses et glabres, n'offrent aucune particularité notable ; le bord supérieur, rectiligne, est couvert de spinules très fines, plus serrées et plus longues que celles de la hanche. La face inférieure est courbe, à convexité inférieure ; le sommet de la courbe est marqué par une épine très longue

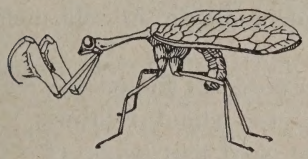


Fig. 3. — *Mantispa pagana*. Vue d'ensemble.

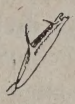


Fig. 4. — *Mantispa pagana*. Fémur de la patte antérieure montrant la face latérale interne et la face inférieure.

et très forte qui s'insère en dedans, sa racine empiétant sur la face latérale interne. La moitié basale, en arrière de cette épine, peu large, est inerme ; la moitié distale, plus large, est une surface glabre, lisse, ne regardant pas directement en bas : son plan est oblique en dedans et en bas ; en dehors, elle est limitée par une crête qui porte une rangée d'épines de longueurs différentes à extrémité mousse ; cette crête est séparée de la face latérale externe par un sillon longitudinal ; en dedans, la face inférieure est en continuité directe avec la face latérale interne : la face inférieure ne porte donc qu'une seule rangée d'épines qui correspond à la rangée externe du fémur des Mantides.

Le *tibia*, nettement incurvé en faulx, est un peu plus court que la crête épineuse du fémur. Très comprimé latéralement, il a deux bords, supérieur et inférieur ; celui-ci est tranchant, inerme, portant seulement des poils courts, raides et disséminés ; il n'est pas prolongé par un ongle.

Les *tarses*, au contraire de ceux des Mantides, sont terminaux ; ils comprennent cinq articles normaux, plus grêles et plus courts que ceux des autres paires de pattes ; le dernier article, en outre, ne porte qu'une griffe.

Comparées aux pattes moyennes et postérieures, ces pattes antérieures présentent une dissemblance marquée ; les hanches pourtant, sont assez longues, mais beaucoup plus épaisses que les antérieures.

Ainsi, l'analyse détaillée montre des différences marquées entre l'appendice préhensile des Mantes et celui des Mantispes. En réalité, si les parties correspondantes sont véritablement homologues, il n'existe cependant entre elles, au point de vue de leur forme spéciale, qu'une simple analogie. Et cela même souligne le fait de la convergence.

Toutefois, il convient de remarquer que, des Mantes aux Mantispes, les parties conservent leurs proportions relatives : le prothorax et les hanches, notamment, sont très longs, et cette dimension accompagne la disposition spéciale du fémur et du tibia formant pince. De même, le prothorax et la tête sont très mobiles.

L'attitude des Mantispes rappelle aussi celle des Mantes. Au repos, pourtant, le Névroptère ne replie pas les hanches tout le long du prothorax ; le plus souvent ces hanches pendent perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps, et les fémurs, en flexion le long des hanches, dépassent en haut la ligne du prothorax. — Quant à la façon dont la Mantispe capture les proies, elle ne diffère guère de celle des Mantes. Celle-là comme celle-ci demeure immobile jusqu'au moment où une proie passe à sa portée ; elle projette ses pattes antérieures en avant, hanche et fémur en extension, le tibia légèrement fléchi. A vue superficielle, l'insertion antérieure des hanches et leur longueur suggèrent évidemment une relation avec ce mouvement de préhension.

Les Squilles.

Si la convergence est déjà très nette quand on compare Mantes et Mantispes, elle devient plus frappante encore quand on oppose à ces deux Insectes d'autres Arthropodes, d'organi-

sation générale beaucoup plus différente. Tels sont, notamment, les Crustacés stomatopodes, les *Squilles* et notamment *Squilla mantis* Rond. (fig. 5).

Le corps de l'animal, à la fois long et mince, porte en avant un appendice dont la forme rappelle tout à fait un appendice

Fig. 5. — *Squilla mantis*. Vue d'ensemble.

préhensile ; la similitude retient dès l'abord l'attention et la convergence ne fait point doute.

En entrant dans le détail, l'analogie devient évidente ; elle donne au phénomène tout son intérêt, car on voit que le même

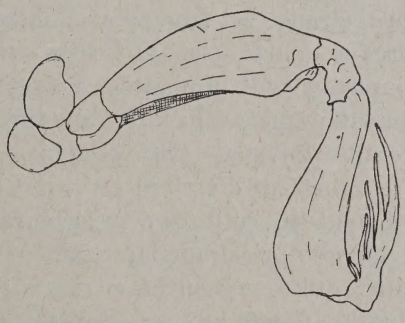


Fig. 6. — *Squilla mantis*. Détails du deuxième péréiopode.

résultat morphologique est obtenu avec des parties non homologues.

On remarque, tout d'abord, que la forme allongée de l'animal dépend plutôt des dimensions de l'abdomen que de celle des segments thoraciques. Le bouclier ne comprend que cinq segments, les cinq premiers, et encore les 3^{e}, 4^{e} et 5^{e} sont-ils à peine soudés. La correspondance avec le prothorax des Mantes et des Mantispes n'en est pas moins frappante, et d'autant plus

qu'à cette correspondance s'ajoute une patte « préhensile » caractérisée (fig. 6). Celle-ci est constituée par un premier article, le *coxopodite*, qui correspond à la hanche des Insectes. Seulement, cet article est très court ; soudé avec l'article suivant, le *basipodite*, il forme un segment dont la longueur atteint à peine 4 millimètres. Ce segment s'articule avec l'*ischiopodite* (correspondant topographiquement au fémur) qui, soudé au *méropodite* (correspondant au tibia), forme un segment prismatique très long (15 à 16 mm.), épais, vaguement quadrangulaire dans son ensemble, il rappelle la hanche des pattes préhensiles des Insectes. L'article suivant, le *carpopodite* (assimilable au 1er article du tarse), est court ; il s'articule directement avec le *propodite* (assimilable au 2^{e} article du tarse). Celui-ci a 12 millimètres de long et 4 millimètres de large ; à son tour il s'articule avec le *dactylopodite*.

Ces deux derniers articles affectent respectivement l'aspect du fémur et du tibia de la patte préhensile des Mantes. Le propodite présente deux faces latérales, une face supérieure et une face inférieure. Les faces latérales larges sont, toutes deux, glabres, lisses et inermes, ainsi que le bord inférieur, convexe. La face supérieure, étroite, est limitée en dehors par une rangée de poils serrés et courts formant brosse ; sur la face elle-même, 4 dents mousses sont implantées à intervalles égaux, à peu près perpendiculairement à l'axe longitudinal du segment. En outre, l'extrémité proximale porte 3 épines, *articulées* sur cette face, qui se rabattent d'arrière en avant et se couchent presque complètement sur cette face supérieure.

Quant au dactylopodite, c'est une lame mince, rectiligne dans ses 2/3 proximaux, qui se recourbe en arc dans le dernier tiers et se termine en pointe mousse. Sa longueur totale est sensiblement égale à celle du propodite sur lequel il se rabat. En position fléchie, les faces *supérieures* des deux segments se correspondent donc : celle du dactylopodite porte, de son bout proximal jusqu'à sa partie moyenne, 4 épines disposées à intervalles subégaux, dont la longueur augmente du bout proximal au distal. Ces épines sont incurvées, à concavité postérieure, et leur extrémité libre paraît correspondre à de petites fossettes creusées sur la face supérieure du propodite.

La convergence, on le voit, ne résulte pas de dispositions

comparables portant sur des pièces homologues ; elle est superficielle, mais, néanmoins, tout à fait évidente. Il faut, d'ailleurs, ajouter que la partie antérieure de la tête des Squilles, nettement distincte du reste, est mobile, ce qui ajoute à la ressemblance. La similitude, pourtant, n'est pas complète et certaines différences valent d'être relevées.

D'une part, l'appendice préhensile n'est pas l'appendice locomoteur le plus antérieur ; il correspond à la 2e paire. En conséquence, son insertion, par rapport au bouclier « prothoracique », s'effectue tout à fait en arrière ; l'ischio-méropodite, correspondant morphologique de la hanche, se dirige donc d'arrière en avant ; son extrémité distale aboutit, normalement, au niveau des yeux et ne peut s'avancer davantage. Par suite, quand l'appendice s'étend, l'extension ne porte que sur le propodite et il n'y a pas, à proprement parler, de projection en avant comparable à celle des pattes antérieures des Mantes. Le champ d'action de l'appendice préhensile du Squille se trouve ainsi fort limité, beaucoup plus limité que chez nombre d'autres Crustacés.

D'autre part, le mode d'articulation des deux pièces formant pince est exactement renversé, par rapport aux appendices des Insectes : le dactylopodite se rabat de bas en haut, ce sont les faces *supérieures* qui s'opposent au lieu des faces inférieures. Toutefois, le plan dans lequel se meut l'appendice est, comme pour les Insectes, le plan vertical.

La comparaison de ces pattes préhensiles aux appendices thoraciques suivants des Squilles, fait ressortir quelques traits notables.

Les 3e, 4e et 5e péréiopodes sont infiniment plus grêles que le précédent et la disposition des pièces homologues n'est pas tout à fait la même. Le *coxopodite* et le *basipodite*, ce dernier tout au moins, forment un segment assez long ; l'*ischiopodite* est lui-même un segment long, entièrement indépendant du *méropodite*, lui aussi assez long. Au contraire, *carpopodite* et *propodite* sont assez courts ; le propodite est large mais comprimé ; sa face supérieure, étroite, porte, en dedans, sur la ligne médiane et en dehors, des soies souples et non des épines. Le *dactylopodite* est une lame simple, ter-

minée en pointe. — Aucun de ces trois péréiopodes ne se replie à la manière du deuxième ; ils restent constamment étendus et ne jouent qu'un rôle accessoire dans le comportement de l'animal. Toute l'attention doit donc se concentrer sur le 2e péréiopode, véritable « appendice préhensile ».

Si différent soit celui-ci par sa constitution élémentaire chez les Crustacés d'une part, les Mantes et Mantispes d'autre part, il n'en renferme pas moins, chez les premiers comme chez les seconds, un ensemble de parties qui affectent finalement la même forme générale et fonctionnent de manière analogue. Cette similitude morphologique et fonctionnelle de parties si distinctes fait naître presque forcément l'idée d'un rapport tel, que l'existence d'une partie détermine et implique l'existence des autres, ou inversement. Dès lors, le terme d' « appendice préhensile » évoque un prothorax allongé portant un appendice caractérisé par 3 segments principaux. Le premier très long servant, en quelque sorte, à porter le suivant ; long, large, robuste, armé d'épines ou de dents, celui-ci forme pince avec le troisième qui, également armé d'épines ou de dents, se rabat sur lui.

Cette convergence morphologique, que rend si remarquable la diversité des pièces constitutives, répondrait-elle alors à une nécessité fonctionnelle imposée par la capture de proies vivantes ? et faudrait-il voir, dans le genre de vie et dans cette nécessité fonctionnelle, le déterminisme direct ou détourné de l'établissement d'une forme préhensile ? L'action d'une même cause sur des objets différents produirait donc, non pas le même effet, mais des effets simplement analogues. En cette occurrence, on devrait fatalement conclure de la forme à la capture des proies vivantes.

3. Les variétés morphologiques des « appendices préhensiles ».

Pour en décider, l'examen d'un grand nombre d'espèces et leur comparaison attentive s'impose. Faits sans aucune préoccupation de régime ou de manière de vivre, examen et compa-

raison conduisent à rapprocher des animaux très divers à tous les points de vue. Dès lors, ce groupement effectué, et pour en apprécier la valeur, il convient de répartir les espèces suivant leur régime, carnassier ou non carnassier.

A. *ANIMAUX CARNASSIERS*

a) *Les Insectes.*

Dans cette catégorie déjà, apparaît la plus grande variété de combinaisons, et cette variété suffit, à elle seule, pour empêcher d'admettre l'idée d'un rapport nécessaire entre telles ou telles dispositions morphologiques.

Les Ranâtres. — Si, pour les commodités de l'étude, nous classons les espèces étudiées suivant leur degré de ressem-

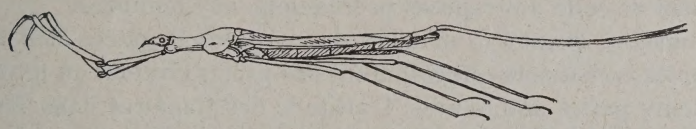


Fig. 7. — Ranâtre. Profil d'ensemble.

blance avec la forme préhensile type, nous trouvons, en premier lieu, parmi les Insectes, les *Ranâtres*, Hémiptères aquatiques (fig. 7).

Les Ranâtres (*Ranatra linearis* L.) ont un corps très allongé, et l'allongement porte, en particulier, sur le prothorax. Pourtant, comparé à celui des Mantes ou des Mantispes, il est relativement court, car il est égal à la moitié, environ, de la longueur de la hanche.

Les pattes antérieures sont, nettement, des appendices préhensiles par leur aspect général et les proportions relatives de leurs divers segments ; mais elles sont très grêles, comparativement aux pattes homologues des Mantes. Les *hanches*, fort longues, mesurent 8 millimètres ; minces et complètement inermes, elles s'insèrent sur la partie antérieure du prothorax, au voisinage immédiat l'une de l'autre. Le *fémur*, comprimé et étroit, mesure, avec le *trochanter*, 12 millimètres environ; sa

face inférieure, étroite, est creusée, sur son tiers distal (4 mm. 5 environ) d'une gorge limitée, en dehors et en dedans, par deux arêtes dentées très minces. — Le *tibia*, long de 5 millimètres, est une lame recourbée, à bord inférieur tranchant ; il est directement continué par le *tarse*, dont l'article unique constitue une griffe terminale.

Si l'on ajoute que la tête ni le thorax des Ranâtres n'ont aucune mobilité et que leurs yeux sont plutôt petits, on a donné, au point de vue qui nous occupe, les caractéristiques principales de ces Hémiptères. Or il est clair que si, dans l'ensemble, les Ranâtres ont une forme préhensile, elles s'écartent, par bien des détails, de la forme type. Les membres antérieurs sont grêles et diffèrent assez peu, à cet égard, des moyens et des postérieurs pour que leur forme spéciale ne frappe pas dès l'abord. De plus, le fémur est moins bien armé et le thorax moins long que les parties correspondantes des Mantes. Enfin, non seulement la tête n'a aucune mobilité, mais sa forme diffère entièrement de celle des espèces précédemment examinées.

Pourtant, quant à la manière de vivre, les Ranâtres sont des Insectes carnassiers qui capturent des proies vivantes au moyen de leurs pattes antérieures. L'attitude des Ranâtres dans l'eau ne diffère guère de celle d'une Mante sur une branche ; le jeu des pattes est tout à fait comparable : l'Hémiptère ne poursuit pas, il stationne et saisit au passage. La similitude très grande du comportement s'allie donc ici avec des différences morphologiques appréciables sans être très marquées, et qui demeurent dans l'ordre des faits de convergence.

Les Nèpes. — Les différences morphologiques s'accentuent, tandis que le comportement demeure très semblable, lorsqu'on examine d'autres Hémiptères aquatiques, les *Nèpes*. Toutes sont très exactement comparables ; qu'elles habitent l'Europe, le Yunnamn ou ailleurs, elles ne diffèrent guère que par la taille. Ces Insectes (fig. 8) capturent aussi des proies vivantes au moyen de leurs pattes antérieures ; celles-ci, du point de vue préhensile, sont donc fonctionnelles. Leur apparence extérieure les rapproche, d'ailleurs, des appendices préhensiles proprement dits ; elles ne leur sont pourtant pas entièrement superposables.

Tout d'abord, l'ensemble de la tête est beaucoup plus massif; quoique long, le corps est très large. Le *prothorax*, assez court et non mobile, ne ressemble nullement au segment homologue des Mantes et Mantispes, ni au bouclier des Squilles. La *tête* elle-même est une tête normale d'Hémiptère ; elle n'a aucune mobilité spéciale qui puisse être rapprochée du régime alimentaire et de la manière de vivre. — Quant aux pattes antérieures, si elles ressemblent à des appendices préhensiles, elles s'écartent tout de même de la forme type.

Les *hanches*, nettement plus longues que celles des pattes moyennes et postérieures, atteignent néanmoins le tiers, au plus, de la longueur du fémur (4 mm. chez une espèce du Yunnam) ; elles sont donc, proportionnellement, très courtes. Leur insertion a lieu au voisinage de la ligne médiane, de sorte

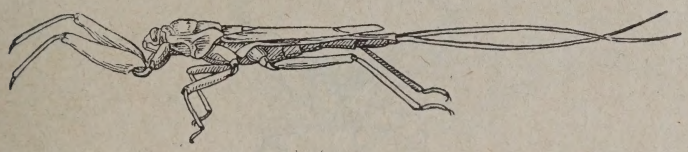


Fig. 8. — Népe. Profil d'ensemble.

que les deux hanches sont très voisines l'une de l'autre ; elles s'insèrent sur le prothorax, à peu près à égale distance du bord antérieur et du bord postérieur ; en extension, elles atteignent à peine, par leur extrémité distale, le bord antérieur de la tête.

Le *fémur* répond au schéma général par la forme de ses contours ; élargi de haut en bas, il a deux faces latérales convexes et inermes, une face inférieure plane, étroite, limitée de chaque côté par une carène peu élevée, qui va s'atténuant du bout proximal au bout distal. L'ensemble forme une gorge qui communique directement, en avant de la carène interne, avec la face latérale interne ; il en résulte une sorte d'encoche dans laquelle peut s'engager l'extrémité du tarse. La gorge elle-même est divisée en deux parties par une arête longitudinale et mousse, qui occupe sensiblement la ligne médiane.

Cette conformation de la face inférieure du fémur paraît correspondre à la conformation du *tibia*. Celui-ci est courbe ; sa face inférieure, rugueuse, est plus ou moins excavée en gouttière, surtout à son extrémité distale. Cette gouttière pourrait

correspondre à l'arête médiane de la face inférieure du fémur ; mais il ne semble pas qu'elle y corresponde d'une façon constante. Le tibia n'a pas d'ongle ; il est directement continué, comme celui des Ranâtres, par le *tarse* réduit à un article et terminé en pointe.

Sur aucune des parties de ces pattes on n'aperçoit ni épine, ni dent. De plus, ces pattes sont proportionnellement plus courtes que celles des Mantes, bien que, en extension, elles dépassent la tête de toute la longueur du fémur et du tibia.

Les Bélostomes. — Les Bélostomes, autres Hémiptères aquatiques, fournissent des indications tout à fait analogues

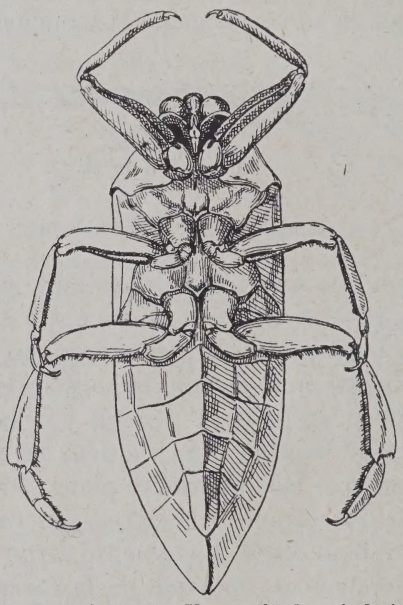


Fig. 9. — Bélostome. Vu par la face inférieure.

(fig. 9 et 10). Leur corps est, à la fois, long et large ; le prothorax normal. Les pattes antérieures se rapprochent, autant que celles des Nèpes, de la forme préhensile. Cependant, les *hanches* sont courtes, surtout en proportion de la longueur du fémur ; elles atteignent 5 à 6 millimètres au plus, tandis que le fémur a 20 millimètres et le tibia 14 à 15 ; s'insérant à peu

près sur la ligne médio-transversale du prothorax, elles ne contribuent nullement à porter la patte en avant.

Le *fémur*, très long et peu épais (3 mm.), a deux faces latérales, larges, convexes, lisses et inermes, — une face supérieure étroite, convexe, lisse et inerme, — et une face inférieure. Celle-ci, étroite et plane, porte 3 bandes parallèles de poils très courts, formant brosse, disposées tout le long de l'axe longitudinal. Les poils ne sont pas raides et donnent au toucher la sensation de velouté ; on n'aperçoit ni dents ni épines.

Le *tibia* est mince (1 mm. environ) et faiblement arqué. Les deux faces latérales et la supérieure sont convexes et lisses ; l'inférieure est creusée, sur toute sa longueur, d'un sillon étroit qui pourrait correspondre à la brosse médiane de la face inférieure du fémur, mais n'y correspond qu'assez imparfaitement. D'ailleurs, les faces inférieures des deux segments ne s'appliquent que partiellement l'une sur l'autre, et tout juste sur une longueur égale au quart distal du fémur. — A droite et à gauche, la face inférieure du tibia est bordée par une brosse longitudinale faite de poils courts.

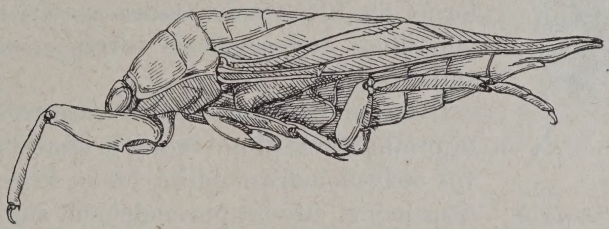


Fig 10. — Bélostome. Vu de profil.

L'extrémité distale du segment, coupée perpendiculairement à l'axe longitudinal, donne insertion aux *tarses* ; ceux-ci comprennent deux articles dont le dernier est une griffe simple.

Cette griffe constitue la différence la plus marquée entre les pattes antérieures et celles des deux autres paires. En effet, contrairement aux espèces précédemment étudiées, chez lesquelles la conformation des pattes antérieures tranche sur celle des autres paires, les pattes moyennes et postérieures des Bélostomes ressemblent aux antérieures, sauf que les tarses moyens et postérieurs se terminent par une griffe bifide. Sans doute,

les fémurs sont un peu moins larges, mais la différence est peu marquée ; leur face inférieure porte également des bandes de poils en brosse bordant une gorge, de même que la face inférieure du tibia. Ces pattes moyennes et postérieures ne prennent pourtant pas part à la capture des proies, et cette particularité rend leurs dispositions morphologiques d'autant plus remarquables.

Naucoris cimicoïdes L. — On retrouve la même particularité chez *Naucoris cimicoïdes* (fig. 11 et 12) ; en outre, on voit l'aspect préhensile se réduire à quelques particularités. Chez cet Hémiptère aquatique de nos régions, l'aspect préhensile dépend surtout, l'épaisseur du fémur mise à part, de la forme du tibia et des tarses antérieurs, par opposition aux segments correspondants des autres pattes.

Fig. 11. — *Naucoris cimicoïdes.* Vue par la face ventrale.

L'animal dans son ensemble est très trapu ; le prothorax est plutôt court ; la tête est dépourvue de la moindre mobilité comme le prothorax dans lequel elle est profondément enfoncée.

Les pattes antérieures sont courtes. Les *hanches*, fort réduites et comparables aux hanches des autres paires, s'insèrent sur le bord postérieur du prothorax, et au voisinage immédiat de la ligne médiane.

Le *fémur*, épais, a deux faces latérales convexes et lisses,

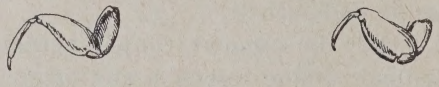


Fig. 12. — *Naucoris cimicoïdes.* La patte antérieure, grossie : face externe et face interne.

une face supérieure, également convexe et lisse, et une face inféro-interne étroite, limitée à droite et à gauche par une brosse de poils raides et serrés, dirigés de dedans en dehors et d'arrière en avant. — Le bord interne de la face *supérieure* porte des épines très aiguës et fines, sans rôle possible dans la capture des proies.

Le *tibia*, inerme, faiblement incurvé, est creusé d'une gorge à sa face inférieure. Il est continué par un tarse en forme d'ongle.

Nous nous éloignons de la forme « préhensile » typique. Cette forme se réduit ici à l'épaisseur des fémurs et à l'incurvation des tibias. De plus, l'opposition entre les pattes antérieures et les autres disparaît; toutes sont comparables entre elles, tout au moins par la constitution des fémurs. Comme ceux de la paire antérieure, les moyens et les postérieurs, les moyens surtout, ont une face inférieure très étroite, bordée par une brosse de poils courts et raides que prolonge une brosse analogue plantée sur le trochanter. En outre, les faces latérales et la supérieure, ainsi que le tibia, portent des épines courtes et plus ou moins épaisses, qui n'ont rien à faire avec la capture des proies, mais renferment, sans doute, une signification générale que nous essaierons de dégager.

Phymata crassipes F. — *Phymata crassipes* (fig. 13 à 15), Hémiptère terrestre carnassier, fournit des indications dans le

Fig. 13. — *Phymata crassipes*. Profil d'ensemble.

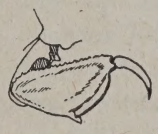


Fig. 14. — *Phymata crassipes*. Détails de la patte antérieure vus par la face externe.

Fig. 15. — *Phymata crassipes*. Détails de la patte antérieure vus par la face inférieure.

même sens. C'est un Insecte plutôt trapu, à prothorax tout à fait normal. Il se tient sur les fleurs et capture au passage de menus Insectes avec ses pattes antérieures. Celles-ci fonctionnent donc comme préhensiles. Dans l'ensemble, pourtant, elles sont courtes et dépassent peu la tête de l'animal; à cet égard, *Ph. crassipes* se rapproche beaucoup de *N. cimicoïdes*, mais diffère de toutes les autres espèces examinées. La différence s'accentue dans le détail.

Les *hanches* sont longues, comparativement à celles des

pattes moyennes et postérieures ; leur longueur atteint environ les 2/3 de celle du fémur, elles sont très rugueuses et portent même, à leur face inférieure, des rugosités acuminées

Le *fémur* est un segment très épais avec un bord supérieur finement denté en scie, deux faces latérales lisses et larges, l'interne moins large que l'externe. De cette différence entre les deux faces latérales résulte pour la face inférieure une direction oblique de dehors en dedans. Convexe dans le tiers basal, plane et lisse dans les 2/3 distaux, la face inférieure est limitée en dedans par une crête tranchante plantée de poils très fins, très courts et raides. A son extrémité basale se trouve, un peu en dedans, une courte épine. Au-dessus de la crête et sur une crête secondaire existent quelques poils longs et fins.

Le *tibia* affecte la forme d'une pyramide triangulaire, incurvée sur sa face inférieure ; sa longueur est égale aux 2/3 de celle du fémur. Les deux arêtes inférieures portent une spinulation très courte, comparable à celle de la crête fémorale. En dedans de l'arête inféro-interne existe une rangée de poils longs, fins et largement plantés. Sur la face externe, et au niveau du 1/4 distal, s'insèrent les *tarses* : ceux-ci ne sont donc pas terminaux et ce fait indique que l'extrémité acuminée du tibia n'est pas son extrémité normale, mais un ongle surajouté, comme chez *Mantis religiosa*.

Ainsi, dans l'ensemble, et par quelques détails, la patte de cet Hémiptère se ramène au type d « 'appendice préhensile ». Mais il faut considérer exclusivement la patte ; le corps de l'animal n'affecte aucun rapport avec celui d'une Mante ou d'une Squille. Quant à la patte, elle offre cette singularité d'être peu armée sur les faces inférieures du fémur et du tibia où l'armure se réduit à une très fine spinulation, tandis qu'une denticulation très marquée caractérise le bord dorsal du fémur. Nous avons déjà rencontré des faits analogues, et nous en rencontrerons d'autres encore.

Prostemma guttula F. — *Prostemma guttula*, Hémiptère réduvide, montre l'aspect préhensile sous une forme encore plus atténuée, quoique cependant indiscutable (fig. 16 et 17). Le corps de l'Insecte est relativement trapu, à prothorax normal, peu

mobile, tête également peu mobile portant des yeux sans particularité notable.

La *hanche antérieure*, assez longue, est égale à la moitié environ de la longueur du fémur ; les deux hanches sont contiguës sur la ligne médiane et s'insèrent sur la partie moyenne du prothorax. — Le *fémur* a deux faces latérales très larges, lisses et inermes, l'externe étant fort convexe. La face supérieure, étroite, est convexe, lisse et inerme. La face inférieure, convexe dans sa moitié proximale, est plane dans sa moitié distale ; elle porte 3 rangées d'épines qui divergent à partir

Fig. 16. — *Prostemma guttula*. Profil d'ensemble.

Fig. 17. — *Prostemma guttula*. Patte antérieure vue par la face inférieure.

d'une origine basale commune et se terminent au niveau de l'articulation fémoro-tibiale ; elle constituent une assez forte armure.

Le *tibia* a une forme inverse de la forme que nous avons jusqu'ici rencontrée dans les appendices préhensiles : au lieu de se terminer en pointe, par un ongle ou une griffe, il se termine en massue coupée obliquement. A peine plus long que la hanche, il est légèrement arqué. Les faces interne et externe portent des poils raides ; sa face inférieure porte deux rangées parallèles de petites épines, obliques d'arrière en avant, c'est-à-dire dans une direction peu propre à maintenir.

Les *tarses* n'ont aucune particularité. Les pattes moyennes ont une hanche plus courte que celle des antérieures ; les fémurs sont moins dilatés, à face inférieure plane et sans épine, mais avec des poils raides ; le tibia a une forme analogue à celle du tibia antérieur ; sur la ligne médiane de sa face inférieure, il porte une ligne d'épines très courtes et très serrées ; à droite

et à gauche de cette face des épines longues, fortes, très espacées, toujours dirigées d'arrière en avant.

Les tibias postérieurs n'ont plus d'épines médianes ; mais ils ont des épines latérales, ainsi qu'une rangée d'épines sur la face dorsale.

Ces pattes postérieures ne prennent aucune part à la capture des proies ; par contre, les antérieures sont fonctionnellement préhensiles. *Prosternma guttula* se comporte, d'ailleurs, comme tous les Insectes jusqu'ici examinés ; il stationne et saisit au passage, entre fémur et tibia formant pince, les proies qui viennent à sa portée. Les pattes moyennes n'interviennent pas, sinon d'une manière accessoire et non constante ; ce sont alors les tarses qui aident à maintenir les proies.

Saga pedo Pall. — Un dernier exemple emprunté aux Insectes carnassiers nous montrera un autre aspect du type

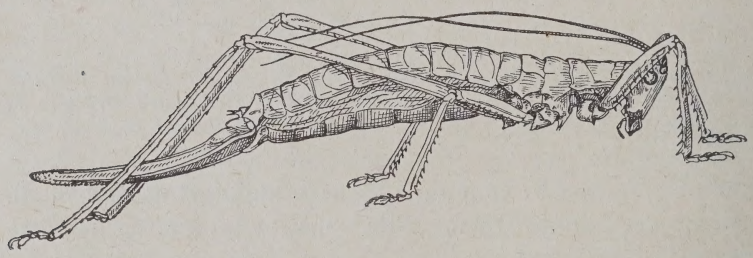


Fig. 18. — *Saga pedo.*

préhensile. *Saga pedo* (fig. 18) est un Orthoptère phasgonuride dont l'aspect général ne diffère pas de celui des autres espèces du même groupe. Si son corps est allongé, il ne l'est pas exceptionnellement ; son prothorax, d'ailleurs, est plutôt court ; sa tête est peu mobile et les dimensions de ses yeux sont proportionnellement réduites. Ce qui le caractérise, ce sont surtout ses pattes antérieures.

Les *hanches* pourtant sont très courtes ; mais les *fémurs* sont un peu renflés, surtout si on les compare aux fémurs antérieurs d'autres Phasgonurides ; ces fémurs portent deux rangées de fortes épines qui bordent leur face inférieure. De plus, les *tibias*, plus longs que les fémurs, portent également, à droite

et à gauche de leur face inférieure, une rangée de fortes épines, obliquement plantées d'arrière en avant. En flexion forcée, ces épines tibiales s'engrènent avec les fémorales.

Aux tarses, aucune particularité.

Les pattes moyennes sont constituées de la même manière.

Il existe en outre, et Bérenguier insiste à leur sujet, 4 épines fixées sur le sternum, très fortes et très acuminées.

L'aspect de *Saga pedo* est évidemment très frappant, surtout quand on examine l'animal isolément. Il importe cependant de dire que, vu à côté d'autres Phasgonurides, les caractéristiques de *S. pedo* s'atténuent dans une large mesure, car les proportions relatives des segments, l'armure des pattes, les épines sternales, existent chez beaucoup d'autres à des degrés plus ou moins accusés et notamment chez *Phasgonura viridissima*. L. Nous y reviendrons.

Néanmoins, *S. pedo* rentre dans le type morphologique préhensile, dont il forme un cas limite ; il y rentrerait aussi au point de vue fonctionnel. Suivant Bérenguier (1), en effet, qui a eu l'occasion d'étudier cet Orthoptère peu répandu, il capturerait des Criquets en les saisissant avec ses pattes antérieures, entre fémur et tibia ; parfois les pattes moyennes seraient également utilisées. De plus, au dire de l'auteur, la proie serait fortement comprimée contre le sternum et s'écraserait contre les épines sternales. Cette dernière affirmation paraît étrange *a priori :* la position de ces épines d'une part, le mode de capture avec les pattes antérieures d'autre part ne permettent guère à l'animal de procéder ainsi. Quoi qu'il en soit, il convient de remarquer que l'attitude et le comportement de *S. pedo* concordent avec ceux de tous les Insectes que nous venons d'étudier. Tout comme les Mantes, les Mantispes, les Hémiptères, l'Orthoptère stationne sur une plante et saisirait les proies au passage ; jamais il ne les poursuit.

De cette série de faits, empruntée à des Insectes variés, une indication ressort nettement. La convergence morphologique qui rapproche les animaux pourvus d'appendices préhensiles ne porte pas forcément sur l'ensemble de l'animal, ni même

(1) P. Bérenguier, Notes orthoptérologiques. I. La magicienne dentelée « Saga serrata ». *Bull. Soc. ét. sc. nat. Nîmes*, 1905.

sur l'ensemble de l'appendice ; parfois très limitée, la convergence existe à des degrés divers ; et l'on peut dire qu'elle existe tant que le fémur ou le tibia portent une armure caractérisée.

b) *Les Crustacés.*

Ce qui est vrai pour les Insectes, le serait-il aussi pour les Crustacés et trouverons-nous chez eux une série équivalente ?

L'appendice préhensile proprement dit ne se rencontre guère en dehors des Squilles (V. fig. 5) ; mais il existe des formes qui lui ressemblent de très près, bien qu'il n'y paraisse pas toujours au premier abord. La ressemblance est d'ailleurs attestée par le fait que les dispositions les plus voisines de celles des Squilles caractérisent un sexe, tandis que la disposition la moins semblable caractérise l'autre sexe.

Ce qui frappe, tout d'abord, quand on envisage à ce point de vue l'ensemble des Crustacés, c'est que la forme préhensile n'affecte pas successivement chez tous le ou les péréiopodes homologues. Tandis que le deuxième péréiopode des Stomatopodes est, à cet égard, particulièrement net, c'est le premier de divers Amphipodes, les deux premiers de divers autres ou le cinquième d'autres encore. Ce sont, d'ailleurs, les Amphipodes qui possèdent la forme préhensile le mieux caractérisée.

Chez *Microprotopus maculatus* Norman, Amphipode de très petite taille, le deuxième péréiopode du mâle (fig. 19) a des dimensions considérables par rapport à tous les autres. Trois au moins de ses segments sont particulièrement longs, le *coxopodite*, le *basipodite* et le *propodite*. Celui-ci est aussi long que les cinq précédents articles réunis ; ses faces latérales, larges, portent des poils longs et plumeux ; le bord supérieur est convexe et lisse ; le bord inférieur porte trois dents fortes et solides, obliquement dirigées d'arrière en avant.

Quant au *dactylopodite*, c'est un segment en forme de dent, courbe et très acuminé, qui se rabat sur le propodite, s'étendant jusqu'à la base de la dent la plus proche du bout proximal.

L'orientation de cette patte préhensile est la même que celle des Squilles et des Mantes, elle se meut dans le plan vertical. Mais le dactylopodite se rabat de haut en bas, comme le tibia

des Mantes et non de bas en haut, comme le dactylopodite des Squilles.

Fonctionnellement, que signifie cette armure ? Nous sommes

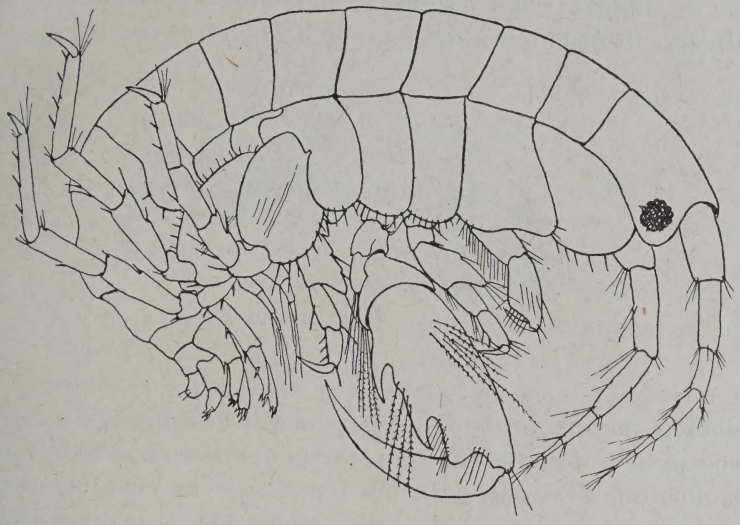


Fig. 19. — *Microprotopus maculatus*. Profil du mâle, très grossi, pour montrer le 2e péréiopode, à forme préhensile (J. Bonnier).

mal renseignés sur ces Amphipodes ; mais nous pouvons cependant remarquer que la femelle, qui a sans doute le même

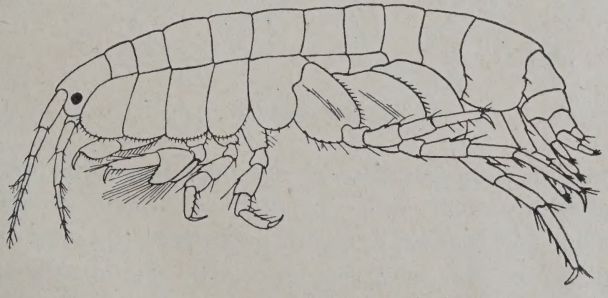


Fig. 20. — *Microprotopus maculatus*. Profil de la femelle.

régime alimentaire, est dépourvue de pattes préhensiles (fig. 20) ; tous ses péréiopodes se terminent par des griffes.

L'étude des *Gammarines* permet d'examiner cette question à un double point de vue. D'abord celui de l'accouplement : on ne peut supposer que l'appendice préhensile ait une relation quelconque avec l'accouplement, car on aperçoit nettement que de simples griffes y suffisent. L'intérêt des Gammares est ailleurs. Ils nous fournissent une indication très précise sur les

Fig. 21. — *Gammarus* sp.

relations morphologiques qui existent entre la forme d'appendice préhensile et la pince didactyle que l'on rencontre chez de nombreux Crustacés. Divers Gammares, en effet, ont deux péréiopodes en forme d'appendice préhensile ; leur propodite a

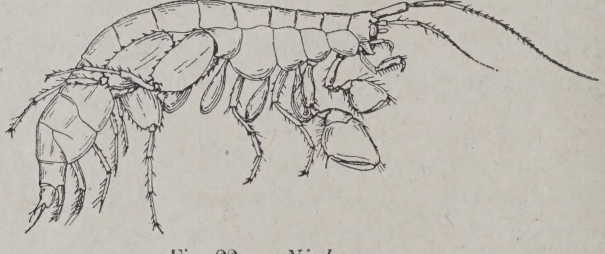


Fig. 22. — *Niphargus* sp.

la forme d'un cône très allongé, sur lequel se rabat un dactylopodite relativement court (fig. 21). Les *Niphargus* ont également deux péréiopodes à forme préhensile (fig. 22) et d'une façon peut-être plus marquée, en ce sens que le propodite est particulièrement développé. Mais le propodite du 2^{e} péréiopode et celui du 3^{e} ne se ressemblent pas exactement ; le 3^{e} a une forme plus allongée que le 2^{e}, de sorte que la forme de celui-ci se rapproche du propodite qui caractérise la pince didactyle.

Pour voir le lien étroit qui unit les deux dispositions, il suffit alors d'examiner un autre Amphipode, *Unciola crenatipalmata* Spence Bate (fig. 23). Son premier péréiopode se distingue nettement de tous les autres. Le basipodite est aussi long que le

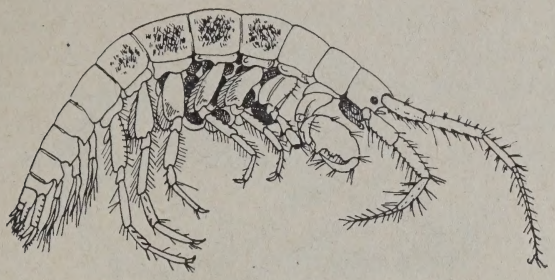


Fig. 23. — *Unciola crenatipalmata*. Profil du mâle (J. Bonnier).

coxopodite, l'ischiopodite et le méropodite réunis ; mais le propodite lui-même est plus long que l'ensemble des 5 segments. Ce propodite est très large, ses faces latérales convexes sont

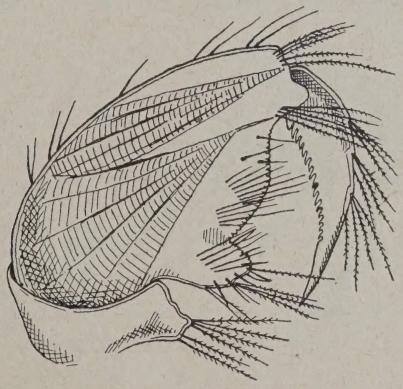


Fig. 24. — *Unciola crenatipalmata*. Propodite et dactylopodite de la femelle.

lisses ; le bord supérieur est également convexe et lisse. Le bord inférieur, tranchant, comprend deux parties, la proximale, convexe et lisse, la distale, tranchante et crénelée. Les deux parties forment un angle presque droit ; à leur point de jonction se trouve une apophyse. Celle-ci diffère du mâle à la femelle. Chez la femelle (fig. 24) l'apophyse est basse et porte

deux dents latérales aiguës ; le bord dans son ensemble est convexe et crénelé ; chez le mâle (fig. 25) l'apophyse est sensiblement plus haute et le bord porte 3 échancrures successives. Dans les deux sexes, le dactylopodite est fortement denté sur

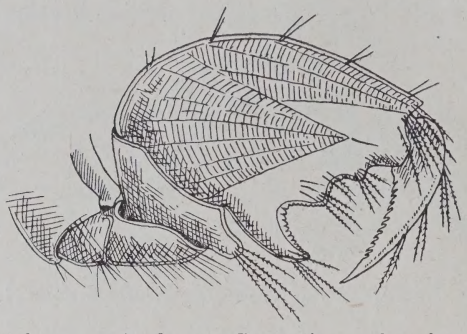


Fig. 25. — *Unciola crenatipalmata.* Propodite et dactylopodite du mâle.

son bord inférieur ; en se rabattant, il porte sur l'apophyse du propodite ; mais, en raison de la hauteur différente de cette apophyse, sa course est moindre chez le mâle que chez la

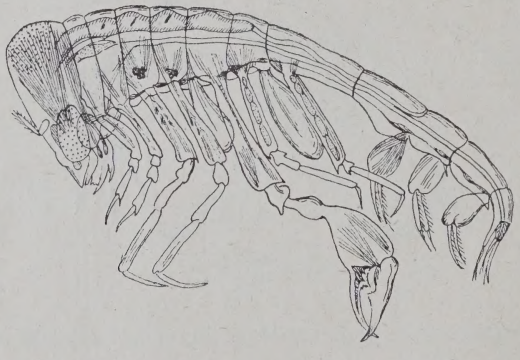


Fig. 26. — *Phronima sedentaria,* femelle.

femelle ; l'apophyse du mâle acquiert alors quelque ressemblance avec l'apophyse dactyliforme de la pince des Décapodes.

Les rapports entre la patte préhensile et la pince didactyle sont ainsi bien marqués. Mais ils le sont bien davantage, et d'une manière incontestable, quand on examine un autre

Amphipode, *Phronima sedentaria* Forsk. (fig. 26 et 27). Le mâle de cette espèce possède une patte préhensile très voisine de celle d'*Unciola*, tandis que la femelle a une véritable pince didactyle.

Si l'on compare alors, à ce point de vue, le propodite d'*Unciola* à celui de *Microprotopus* — ou du Squille — on constate que chez le premier, le bord inférieur est fortement recourbé, de telle sorte que la moitié distale armée regarde obliquement en bas et en arrière chez *Unciola*, devient presque directement inférieure chez le mâle de *Phronima*. Il suffit alors que l'ongle

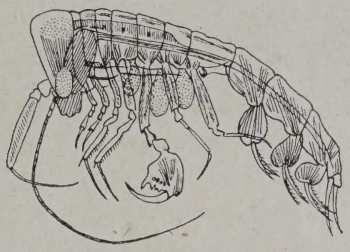


Fig. 27. — *Phronima sedentaria*, mâle.

de séparation des deux parties se prolonge en un appendice digitiforme pour que soit réalisée la pince proprement dite.

La patte préhensile acquiert alors un autre aspect ; mais la différence, plus apparente que réelle, ne supprime pas la convergence ; celle-ci, bien au contraire, persiste intégralement.

Il n'y a donc pas lieu d'insister beaucoup, pour le moment, sur les pinces des Crustacés décapodes. Pourtant, il faut signaler que, chez de nombreuses espèces, plusieurs péréiopodes sont terminés par une pince ; mais celle du 1er péréiopode est, d'ordinaire, plus volumineuse que celle des autres. Hors cela, un point mérite attention : l'orientation des pinces et le plan dans lequel elles se meuvent.

Chez l'Ecrevisse commune, le dactylopodite du premier péréiopode est interne et se meut dans le plan horizontal. Chez d'autres Décapodes, divers Alpheidæ par exemple, le dactylopodite se meut également dans le plan horizontal, mais il est externe ; en d'autres cas, le déplacement du dactylopodite s'effectue dans un plan plus ou moins oblique. Or, si l'on compare

la pince du premier péréiopode de l'Ecrevisse à celle des deux péréiopodes suivants, on constate que le dactylopodite de ces derniers, situé au-dessus de l'apophyse digitiforme du propo-

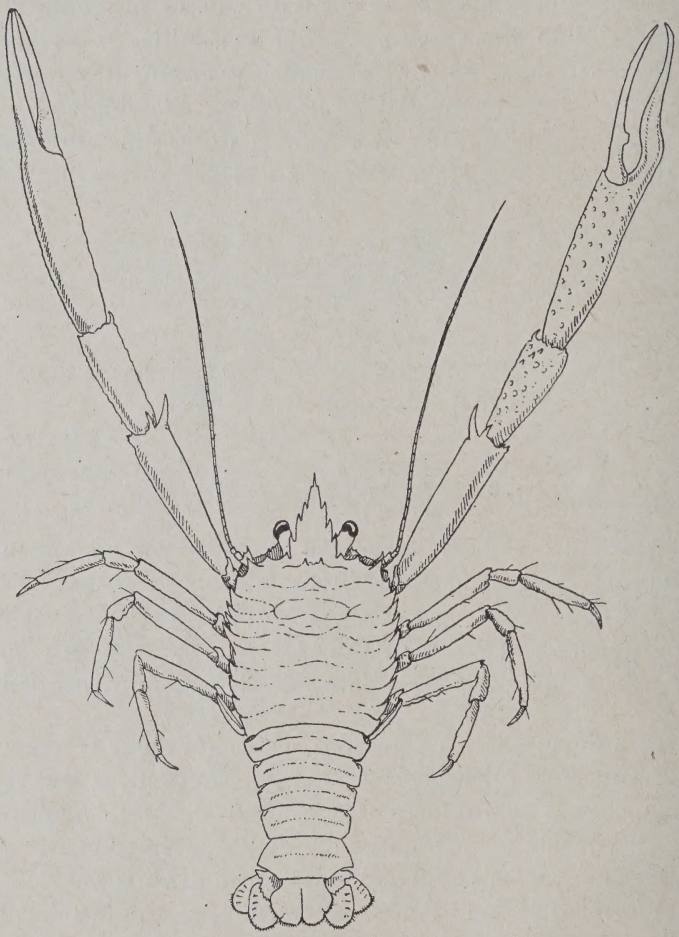


Fig. 28. — *Galathea intermedia*, femelle (J. Bonnier).

dite, se meut dans un plan vertical. Cette différence d'orientation des pinces correspond à la forme des méropodites. Celui du premier péréiopode est comme tordu de dehors en dedans, tandis que ceux des autres péréiopodes sont réguliers.

Envisageant l'ensemble du corps des Crustacés, on ne trouve

aucune disposition qui semble corrélative de l'existence d'une pince. Si les Amphipodes sont des animaux de forme allongée, rien dans leur constitution morphologique ne rappelle le bouclier des Squilles, et leurs premiers anneaux thoraciques ne se distinguent pas sensiblement des autres. Du reste, l'appendice préhensile appartient à un segment quelconque et la longueur des pièces qui portent la pince ne suffit pas pour amener celle-ci en avant de la tête. Les Décapodes possèdent un bouclier céphalo-thoracique et, chez eux, les pinces du premier péréiopode peuvent se porter assez en avant, parfois très en avant, de la tête (fig. 28). Dans tous les cas, le bouclier de ces Décapodes ne ressemble nullement à celui des Stomatopodes ; même, chez les Brachyures, dont l'abdomen est très réduit, le bouclier est fort large, comme ramassé sur lui-même. — Il convient enfin de noter que certains Décapodes, tels que les Langoustes, dont la forme ne présente rien qui la distingue des autres Macroures, ne possèdent pas de pince.

Quoi qu'il en soit, les pinces des divers Crustacés sont, incontestablement, des formes convergentes, en dépit de la parenté qui les réunit. Cette parenté est souvent trop lointaine pour qu'elle puisse être mise en ligne de compte, si l'on considère surtout que la forme préhensile intéresse fréquemment des péréiopodes différents. Il en est d'eux comme des Insectes, pour lesquels la convergence est hors de doute. Mais le fait le plus important est, assurément, la ressemblance qui existe entre l'appendice préhensile des Crustacés et celui des Insectes.

c) *Les Scorpionides et les Aranéides.*

La convergence avec les appendices préhensiles des *Scorpionides* doit aussi retenir notre attention. Ces appendices sont de deux sortes. Les uns appartiennent aux palpes maxillaires, dont les deux articles constituent une pince, en tout comparable à celle des Crustacés décapodes, avec lesquelles elles n'ont évidemment aucune homologie. Les autres sont les chélicères, également didactyles.

Les palpes maxillaires comprennent cinq articles, le premier très court (2 à 3 mm.), le second et le troisième très longs et sensiblement égaux (7 mm.) chez *Buthus occitanus* Amorx

(fig. 29). Au troisième fait suite un article renflé, équivalent au propodite des Crustacés, prolongé, en dedans, par une apophyse digitiforme ; en face d'elle s'articule un segment mobile équivalent au dactylopodite. La longueur de la pince atteint 12 millimètres. — L'article basilaire s'insère tout près de l'orifice buccal, et l'ensemble du palpe se replie de telle manière que les pinces viennent au voisinage immédiat des chélicères, qui entourent la bouche. En état de complète extension, les pinces sont portées à plus de 2 centimètres en avant de l'orifice buccal.

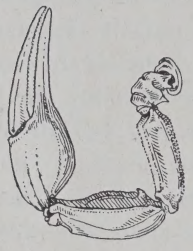


Fig. 29. — Pédipalpe préhensile de *Buthus occitanus*.

Les dispositions sont très analogues chez *Euscorpius flavicaudis* (v. fig. 78) et les dimensions relatives des parties tout à fait comparables.

Entre les divers Scorpions existent, bien entendu, des différences de détail. Ainsi, les bords en regard des branches de la pince de *Buthus* sont parallèles et finement denticulés dans toute leur longueur, tandis que sur leur face externe sont plantées des dents plus épaisses, très courtes et espacées. Au contraire, les deux branches de la pince d'*Euscorpius flavicaudis* L. ne sont parallèles que dans la moitié distale ; la moitié basale des bords en regard est fortement sinueuse, et telle que les parties concaves de l'une correspondent aux parties convexes de l'autre, et inversement, sans entrer, néanmoins, en contact. Ces bords sont très finement crénelés [1].

Dans l'un et l'autre cas, la pince se meut dans le plan vertical, le « dactylopodite » étant en dessous, position tout à fait comparable à celle des Squilles. Les mouvements sont généralement rapides ; l'animal est capable de capturer au vol une mouche passant à sa portée.

La convergence morphologique accompagne donc ici un régime carnassier et la capture des proies vivantes. Tel est également le cas chez certains Crustacés. Mais il s'en faut que ce soit le cas général et que, d'une manière constante, les animaux

[1] Les Chéliférines possèdent également des pédipalpes en forme de pinces. Leur étude se confond avec celle des pédipalpes des Scorpions.

munis de pinces didactyles aient un régime carnassier et capturent des proies vivantes ou que, du moins, les pinces fonctionnent comme ravisseuses.

Le deuxième et troisième péréiopodes de plusieurs Décapodes, par exemple, sont terminés par une pince comme le premier. Mais celui-ci est un appendice vigoureux et de grandes dimensions relatives, tandis que ceux-là sont très grêles, leur pince tout particulièrement, et atteignent à peine, ou n'atteignent même pas la bouche. On admet difficilement que ces appendices puissent effectuer directement une capture ; tout au plus peuvent-ils saisir une proie déjà maintenue par les pinces antérieures. Celles-ci, au surplus, n'ont pas le même mode de fonctionnement chez tous les Décapodes ; elles n'ont pas, chez tous, la rapidité qui permet de retenir au passage une proie se déplaçant un peu vite. Il en est, comme *Pilumnus hirtellus* L. étudié par Racovitza [1], qui saisissent avec une certaine lenteur les Bivalves placés à leur portée ou qu'ils ont extraits d'un trou avec leurs pattes ambulatoires ; cette façon de procéder ne rappelle que de loin la promptitude et la rapidité des pinces de Scorpion, par exemple. D'autres, comme les *Alpheidæ*, utiliseraient leur grosse pince, suivant Coutière, plutôt comme massue que comme tenaille [2].

Les Stomatopodes et les Amphipodes appellent des remarques analogues. Souvent, outre le péréiopode préhensile très développé, un ou plusieurs autres ont également la forme préhensile. Tel est notamment le cas des Squilles dont les péréiopodes 3, 4 et 5 ressemblent au second. Mais, d'une part, ils sont infiniment plus grêles, — d'autre part, le propodite beaucoup plus globuleux et le dactylopodite beaucoup plus effilé donnent à la pince un aspect assez différent. De plus, ces péréiopodes sont fixés sur les segments thoraciques libres et atteignent à peine le tiers antérieur du bouclier ; leurs dimensions, plus encore que leur forme, impliquent un rôle et un fonctionnement tout autre que celui du second péréiopode.

Ces considérations s'appliquent intégralement à divers Amphipodes ; elles s'appliquent aussi aux Scorpions. Les chéli-

(1) E. Racovitza. Note de Biologie. *Arch. de Zool. exp. et gén* 1899.
(2) H. Coutière. Les Alpheidæ. *Th. Fac. Sc. Paris*, 1899.

cères de ces Arachnides sont, comme leurs pédipalpes, disposés en pinces possédant une puissante armure (fig. 30). L'apophyse digitiforme de l'article correspondant au propodite porte deux dents latérales ; le « dactylopodite » est bifurqué, chaque branche ayant à sa base deux dents dont la pointe regarde vers le propodite. Ces pinces se meuvent dans le plan horizontal. Leur analogie avec les pédipalpes du même Arachnide et avec les appendices préhensiles en général n'entre même pas en discussion ; elles constituent une convergence morphologique tout à fait saisissante ; leur aspect robuste et leur forte armure les rapproche même des pattes ravisseuses les plus solides. Pourtant, les chélicères ne prennent aucune part à la capture des proies ; elles ne pourraient d'ailleurs le faire, étant donnée la façon dont se comportent les Scorpions. Ceux-ci, en effet, capturent avec les pinces de leurs pédipalpes et piquent la proie au moyen de leur aiguillon avant de la porter à la bouche. Les chélicères n'entrent en jeu qu'une fois la proie morte ou, tout au moins, paralysée ; elles saisissent la proie que les pédipalpes abandonnent et la maintiennent au-devant de la bouche.

Fig. 30. — Chélicère de *Buthus occitanus*.

L'armure puissante des chélicères évoque, à coup sûr, un fonctionnement tout autre ; on n'aperçoit nullement le rapport entre le mode de constitution de ces appendices et leur utilisation. Des palpes labiaux simples et mobiles suffiraient au même usage. Les choses se passent d'ailleurs de la même manière chez les Phalangides ; leurs chélicères affectent aussi la forme de pince didactyle qui, si elles sont préhensiles, ne sont pas des instruments de la capture.

Chez les Araignées, qui capturent également des proies vivantes, les chélicères ne concourent pas davantage à la capture des proies. Du point de vue morphologique, pourtant, elles sont entièrement comparables, toutes choses égales d'ailleurs, aux pattes préhensiles de *Phymata crassipes* (V. fig. 13 p. 33). Le pénultième article de ces appendices, plus ou moins large suivant les espèces, porte sur son bord interne, deux rangées de dents fortes et aiguës, entre lesquelles vient se rabattre un segment pointu, effilé et mobile. En fait, ces chélicères ne

jouent qu'une fois la proie saisie et maintenue par les pattes ; elles s'enfoncent dans les tissus de la proie et instillent du venin par l'orifice qui existe près de l'extrémité libre.

Morphologiquement, ces chélicères sont donc entièrement comparables à des appendices préhensiles ; elles en ont la caractéristique essentielle résidant dans l'existence de deux segments armés se rabattant l'un sur l'autre. Sans doute, elles n'ont pas l'équivalent d'une hanche longue et mobile ; mais nous avons rencontré de nombreux appendices préhensiles auxquels manque ce caractère. Fonctionnellement, elles n'ont qu'un rapport lointain avec des appendices préhensiles ; elles diffèrent même, à ce point de vue, des chélicères des Scorpions. Chacune de celles-ci peut saisir isolément, comme d'ailleurs peuvent saisir les appendices préhensiles des Insectes carnassiers et des Crustacés. Au contraire, les chélicères des Araignées fonctionnent ensemble et ne fonctionnent utilement que de cette manière. Les chélicères, en effet, se déplacent dans le sens horizontal ; elles effectuent donc des mouvements de latéralité, s'écartant et se rapprochant alternativement l'une de l'autre. Dans ces conditions, elles ne saisissent que les proies amenées à leur portée immédiate ; elles s'enfoncent alors dans les tissus et maintiennent alors les proies. En fait, les Araignées, comme nous le verrons, capturent avec leurs pattes et ramènent leur proie au contact des chélicères dont le segment terminal pique et pénètre. Quand les deux chélicères travaillent ensemble, une fois la piqûre effectuée, elles retiennent solidement la proie et les pattes peuvent relâcher l'étreinte ; mais si l'une des chélicères manque, l'autre ne suffit plus. Je l'ai très nettement constaté en amputant l'une des chélicères à des individus d'*Araneus diadematus* L. L'amputation ne supprime nullement l'attraction provoquée par une Mouche ; celle-ci est normalement capturée, puis maintenue ; la chélicère restant s'enfonce alors dans les tissus : à ce moment, les pattes se détendent et la Mouche tombe. Les chélicères des Araignées ne fonctionnent donc pas comme pince ; la ressemblance morphologique ne coïncide pas avec une similitude physiologique ou éthologique ; la ressemblance morphologique n'en est pas moins tout spécialement soulignée par l'armure du segment analogue au propodite, armure solide et pourtant sans emploi.

B. *ANIMAUX PHYTOPHAGES.*
Formes préhensiles non fonctionnelles

Nous avons déjà rencontré des faits du même ordre en constatant, par exemple chez les Bélostomes et les Naucores, que les pattes moyennes et postérieures ont une apparence préhensile qui ne correspond à aucune possibilité de capture, ni à aucun fonctionnement analogue.

Ces faits ne sont pas isolés et les Insectes en fournissent de nombreux et précis, plus remarquables encore. Ils ont trait à des appendices dont la conformation est exactement celle d'un appendice préhensile, mais appartenant à des animaux qui ne capturent pas de proies vivantes ou n'ont même pas un régime carnivore.

Les Cigales.

A cet égard, les Cigales, nymphes et adultes, sont caractéristiques. Les pattes antérieures de l'adulte (fig. 31 à 33) sont, morphologiquement, d'incontestables pattes préhensiles se

Fig. 31. — *Cicada plebeja.* Profil d'ensemble de l'imago.

superposant sans peine aux pattes antérieures des Mantes. Les *hanches* sont particulièrement longues ; le *fémur*, très large, a deux faces latérales lisses et une face inférieure étroite limitée en dehors par une crête tranchante se terminant, à ses deux extrémités, par une dent forte et aiguë. La dent distale est presque perpendiculaire sur l'axe du fémur ; la basale est plutôt légèrement oblique d'arrière en avant relativement à cet axe. Cette disposition est particulièrement propre à la capture et au maintien des proies ; en raison même du sens de

l'obliquité, la dent s'opposerait au glissement du corps retenu dans la pince fémoro-tibiale. En dedans, la face inférieure du fémur est limitée par une crête très basse. Crête externe et

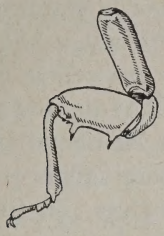


Fig. 32. — *Cicada plebeja*. Patte antérieure de l'imago.

Fig. 33. — *Cicada plebeja*. Fémur antérieur de l'imago, vu en dessous.

crête interne donnent à cette face inférieure l'apparence d'une gouttière capable de loger le *tibia*.

Celui-ci, à peu près cylindrique, ne présente rien de particulier. Il est continué par le *tarse*, dont le 3e article, plus long que l'ensemble des deux autres, légèrement en arc, à concavité

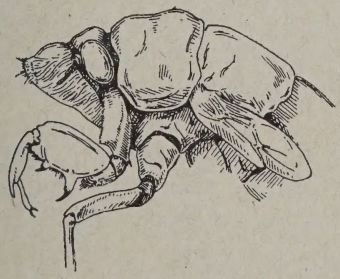


Fig. 34. — *Cicada plebeja*. Profil de la nymphe (Tête et thorax).

Fig. 35. — *Cicada plebeja*. Fémur de la nymphe, faces inférieure et externe.

inférieure, est terminé par un ongle bifide, disposition propre à retenir.

La convergence dans le sens préhensile est plus marquée encore chez la nymphe (fig. 34). Les *hanches* sont très longues, ainsi que le trochanter ; le *fémur*, très large, porte sur son bord externe deux épines l'une distale, l'autre basale ; le tiers distal, en avant de l'épine, est finement denté. En dedans du bord

externe existe un méplat (fig. 35) s'opposant au *tibia*. Celui-ci, mince, à bord inférieur tranchant, est prolongé par un ongle acuminé, tout comme le tibia de la Mante ; les *tarses* s'insèrent latéralement.

Rien n'est donc plus impressionnant que la similitude morphologique de ces appendices avec les appendices homologues des Mantes ou des Mantispes. Sans doute, on relève des différences ; mais elles portent sur des détails et ne sont pas plus accusées, de la Cigale à la Mante ou à la Mantispe, que de la Mante à la Mantispe ; elles le sont beaucoup moins que de ces derniers Insectes aux Nèpes ou aux Ranâtres : on ne saurait pourtant dénier le caractère « préhensile » aux pattes antérieures de ces Hémiptères aquatiques.

La différence la plus marquée entre les Cigales et les Mantes ne réside pas dans les pattes elles-mêmes, mais dans l'aspect général de l'Insecte et dans la conformation de son prothorax. La Cigale est un Insecte plutôt lourd, massif ; son prothorax est court. Toutefois, si elle s'écarte par là des Mantes, elle se rapproche de certains Hémiptères prédateurs, *Nepa cinerea*, *Phymata crassipes*, par exemple, dont le corps est également trapu et massif. Aucune raison ne s'oppose donc pour que les Cigales, adultes et nymphes, ne soient pas placées dans la catégorie des Arthropodes munis d'appendices préhensiles très caractérisés.

Mais alors, si nous recherchons quel est le régime alimentaire et la manière de vivre des Cigales, nous nous trouvons en présence d'un véritable paradoxe morphologique. Ces Insectes ne capturent pas de proies vivantes ; ils ne vivent même pas de chair animale, ils aspirent le suc des végétaux : la forme des appendices ne soutient donc aucun rapport avec le genre de vie. Sans doute, les naturalistes prétendent que les pattes antérieures des nymphes servent à fouir ; mais à supposer exact ce mode de fonctionnement, il n'enlèverait rien à la netteté de la convergence dans le sens préhensile et ne donnerait pas à cette convergence une raison fonctionnelle. Pourtant, J. Kunckel d'Herculais écrit que les pattes des nymphes sont « destinées à fouir et à saisir » (1). Qu'elles fouissent, soit,

(1) Kunckel d'Herculais. Disposition particulière des pattes chez les nymphes de *Cicada*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1879.

la forme, à cet égard n'a guère d'importance ; mais qu'elles saisissent, on ne peut l'admettre : c'est là une affirmation tirée de la morphologie et nullement une constatation de fait. D'ailleurs, la Cigale adulte vit sur les arbres et dans le feuillage, ses pattes antérieures fonctionnent comme des pattes de conformation normale et, pour elles aussi, la disposition préhensile reste inutilisée.

Ischnodemus sabuleti Fall. et *Beosus luscus* Fab.

Un autre Hémiptère phytophage, du genre *Ischnodemus*, possède lui aussi des pattes antérieures d'apparence préhensile (fig. 36). La *hanche* est courte, mais le trochanter est particulièrement long ; il s'articule avec un *fémur* volumineux dont la face inférieure est creusée, tout du long, d'une gouttière peu profonde, à fond strié et qui pourrait loger le tibia. Le bord externe de la gouttière est une carène qui porte deux à trois spinules. Quant au *tibia*, relativement robuste, il est quadrangulaire et son bord externe porte 7 fortes épines. Or, en dépit de cette armure, le régime phytophage de cet Hémiptère ne fait aucun doute ; outre les affirmations des auteurs, je me suis assuré qu'il pique les tissus végétaux tendres et vit à leurs dépens. Ici encore, la disposition morphologique est indépendante de la manière de vivre.

Fig. 36. — *Ischnodemus sabuleti*. Profil d'ensemble.

Dans le même groupe des Hémiptères lygéides on mentionnerait bien d'autres exemples analogues. C'est ainsi que *Beosus luscus* possède, lui aussi, des fémurs antérieurs épais, à faces supérieure et latérales inermes et lisses, à face inférieure plane, limitée d'un côté par une carène mince et peu élevée, de l'autre par une rangée d'épines, la plus haute étant la plus voisine de l'apex. Les fémurs moyens ont une conformation analogue. En aucun cas, d'ailleurs, cette conformation ne correspond au régime alimentaire.

Syromastes marginatus L.

Il en va de même pour *Syromastes marginatus* L. (fig. 37 et 38), autre Hémiptère phytophage dont les 6 pattes, uniquement locomotrices, ont l'aspect d'appendices préhensiles, les antérieures notamment. Les *hanches*, très rapprochées sur la ligne médiane, sont courtes, ainsi que les trochanters. Les fémurs, relativement larges, ont deux faces latérales très chagrinées, convexes ; un bord supérieur également convexe et chagriné. La face inférieure, étroite, plane, est limitée à droite et à gauche par une crête rugueuse ; la crête externe porte des pointes courtes, mais nettes. L'ensemble forme une gouttière où pourrait loger le *tibia*. Celui-ci, assez grêle, est

Fig. 37. — *Syromastes marginatus*. Profil d'ensemble.

Fig. 38. — *Syromastes marginatus*. Vue en dessous.

néanmoins rugueux à son extrémité distale, et spinuleux. Les *tarses* n'ont rien de particulier. La patte antérieure tout entière se meut dans le plan vertical, ce qui ajoute à son aspect préhensile.

La patte moyenne est construite sur le même type. Le *fémur* est à peine moins large ; il se meut dans un plan horizontal ; les deux faces larges sont donc supérieure et inférieure ; le bord antérieur est convexe ; la face postérieure, étroite, creusée en gouttière, est bordée par des rugosités dont quelques-unes surélevées et acuminées.

Une disposition très analogue caractérise les fémurs postérieurs ; la gouttière y est particulièrement marquée, ainsi que la bordure de rugosités et de spinules (fig. 39).

Or, *aucune* de ces pattes ne fonctionne comme organe préhensile. Fairmaire avance que les Coréides, famille à laquelle appartient *S. marginatus*, « paraissent » carnassiers (1). L'assertion repose, sans doute, sur la disposition des pattes antérieures d'un certain nombre d'entre eux. Dans tous les cas, en ce qui concerne *S. marginatus*, je me suis assuré de son régime phytophage. Jamais l'Insecte ne capture les Mouches introduites dans le tube d'élevage, tandis qu'il plonge son rostre dans de jeunes pousses de *Rubus* ou dans des tiges de Fenouil et aspire longuement. Dans cette opération, ni fémur ni tibia ne

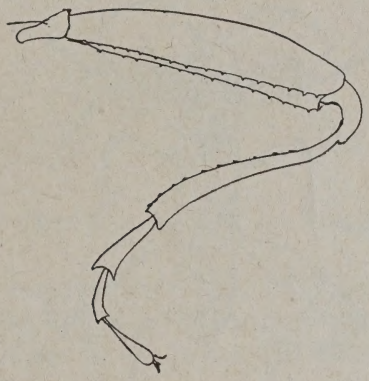


Fig. 39. — *Syromastes marginatus*. Patte postérieure, très grossie.

jouent aucun rôle spécial ; les tarses seuls reposent sur le substrat et s'agrippent à lui. Entre les apparences préhensiles des appendices d'une part, leur fonctionnement et le régime de l'animal d'autre part, existe donc une opposition très nette.

L'opposition est particulièrement nette pour les pattes moyennes et surtout pour les postérieures. Mais elle est plus nette encore chez d'autres Insectes, Hémiptères, Coléoptères et Hyménoptères dont les pattes postérieures ont l'aspect préhensile encore plus accentué que celles de *S. marginatus*.

Alydus lateralis Germ.

Tel est, notamment, le cas d'*Alydus lateralis* Germ. Ses

(1) L. Fairmaire. Hémiptères. *Histoire naturelle de la France*, 1re partie. Paris, Deyrolle.

pattes antérieures n'ont rien de notable, sinon la contiguité des hanches ; les pattes moyennes sont tout à fait quelconques. Quant aux pattes postérieures, elles frappent dès l'abord par leurs dimensions (fig. 40) ; les *hanches* sont un peu plus longues que celles des autres pattes, elles sont pourtant relativement courtes. Les *fémurs* sont épais, légèrement comprimés latéralement ; leurs faces latérales et supérieures sont inermes, simplement revêtues d'un duvet blanchâtre, très court et très fin ; la face inférieure est rugueuse ; elle est traversée par une rangée continue de 7 épines, allant obliquement du

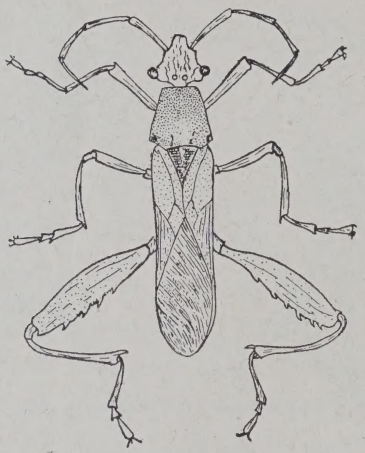


Fig. 40. — *Alydus lateralis*. Vu par la face supérieure.

bord externe à la ligne médiane, d'un bout à l'autre du segment ; ces épines sont fortes et aiguës. En outre, et pour compléter le tableau, le *tibia* est très franchement incurvé ; sa face inférieure est réduite, vers l'extrémité basale, à un bord tranchant, qui se bifurque en deux crêtes limitant une gorge. Le quart distal de la crête interne porte 3 épines très courtes, mais très aiguës. Le tibia se termine par un ongle, de sorte que les *tarses* s'insèrent latéralement.

Ces appendices postérieurs possèdent donc toutes les caractéristiques d'une patte préhensile. Ce sont, pourtant, les appendices exclusivement ambulatoires d'un Hémiptère qui stationne sur les plantes et aspire leurs sucs, sans que jamais ni fémur ni tibia postérieurs ne jouent le rôle de pince. J'en ai fréquemment

et longuement observé, soit en liberté, soit en tube d'élevage, sans apercevoir la moindre utilisation de ce dispositif fémoro-tibial et de sa forte armure.

Bothriostethus annulipes Scop.

Les pattes postérieures d'autres espèces du même groupe affectent des dispositions très comparables et appellent les mêmes réflexions. Tel, *Bothriostethus annulipes* Scop. (fig. 41) dont les pattes antérieures se meuvent aussi dans un plan vertical et dont les pattes postérieures ont des fémurs dilatés nette-

Fig. 41. — *Bothriostethus annulipes*. Profil d'ensemble.

ment épineux, formant pince avec les tibias. En dépit de cet aspect préhensile, l'Hémiptère est exclusivement phytophage et n'utilise pas l'armure de ses pattes postérieures.

Les Ephippigères.

A côté de ces Hémiptères, il convient de placer divers Orthoptères du groupe des Phasgonurides, notamment les Epphipigères, tels que *Ephippiger ephippiger* Fiebig et *Uromenus rugosicollis* Serv. Ces Insectes sont remarquables, au point de vue qui nous occupe, par la forme des pattes postérieures. Les fémurs sont légèrement épais dans la moitié basale et s'amincissent graduellement vers l'apex. Convexes et lisses quant à leurs faces supérieure et latérale, leur face inférieure est limitée par deux crêtes, formant une gorge dans la moitié apicale, délimitant un bourrelet dans la moitié basale. La crête interne porte six petites dents courtes et solides dans la moitié apicale ; la crête externe porte trois dents semblables dans le tiers apical. Le tibia, un peu plus long que le fémur, a une face inférieure bordée, dans sa moitié apicale, par 2 ran-

gées d'épines, 7 du côté externe, 6 du côté interne, obliques de la base vers l'apex. La face supérieure est également armée de deux rangées d'épines fortes, obliquement dirigées.

Divers autres Phasgonurides ont une conformation analogue, *Tylopsis thymifolia* Petagna par exemple. Or, quel que soit le régime alimentaire de ces Orthoptères, leurs pattes postérieures sont, avant tout, ambulatoires ; parfois elles sont un organe de saut, jamais un organe préhensile.

Les Œdemera.

Les Coléoptères offrent des faits analogues, les *Œdemera* notamment, Insectes exclusivement phytophages et floricoles. Les pattes postérieures des femelles de toutes les espèces du genre ne présentent rien de particulier. Par contre, les pattes

Fig. 42. — *Œdemera nobilis*. Mâle vu par la face supérieure.

Fig. 43. — *Œdemera nobilis*. Patte postérieure du mâle.

des mâles de plusieurs espèces ont un aspect préhensiles très net. Le plus commun est *Œdemera nobilis* Scop. (fig. 42). La disposition de ses pattes postérieures est très remarquable : le *fémur* est divisé en deux parties (fig. 43) formant, l'une avec l'autre, un angle très voisin d'un droit. Le quart basal, s'articulant avec la *hanche* par l'intermédiaire du trochanter, est à peu près cylindrique ; en position de repos, son axe est perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps. A cette portion cylindrique font suite, presque sans transition, les 3/4 distaux du segment ; cette portion est fortement dilatée, très convexe en dessus et sur les côtés, aplatie en dehors. L'ensemble du segment est entièrement lisse. Mais ce qui contribue surtout à

donner à l'appendice son aspect préhensile, c'est la forme et la disposition du tibia. Celui-ci a un bord inférieur tranchant ; par son extrémité distale, il vient buter contre la hanche. En extrême flexion, il forme avec le fémur une sorte d'anneau et semble disposé de façon à pouvoir retenir des proies d'un certain volume, tout en laissant échapper des proies plus petites. Or, l'animal ne capture aucune proie.

On pourrait admettre, néanmoins, que les pattes postérieures, spéciales au sexe mâle, jouent un rôle utile dans l'accouplement. L'observation directe et renouvelée à laquelle je me suis livré, ainsi que les faits comparatifs, permettent de repousser pareille interprétation. En effet, quand le mâle aborde la femelle, il la saisit avec les pattes antérieures et moyennes (de forme tout à fait normale) et la maintient ainsi. Secondairement, les pattes postérieures du mâle accrochent l'abdomen de la femelle ; mais il ne paraît pas que la forme spéciale de ces pattes soit en quelque façon nécessaire. Le même résultat serait obtenu par des pattes de forme quelconque, comme il est obtenu, d'ailleurs, chez diverses espèces du même genre qui vivent et s'accouplent exactement comme *Œ. nobilis*. Les pattes postérieures de cette dernière fonctionnent donc comme fonctionnent celles des Insectes analogues dans les mêmes circonstances. Leur disposition préhensile est nettement surajoutée et sans utilité ; elle n'a d'autre effet que de déterminer parfois sur l'abdomen de la femelle une forte pression, probablement excessive, en regard du travail à effectuer. En outre, l'intervention des pattes postérieures dans l'accouplement est momentanée ; peut-être n'est-elle pas constante. En fait, l'accrochage de l'abdomen cesse rapidement et le mâle continue de maintenir la femelle par ses pattes antérieures et moyennes.

La convergence est donc encore ici purement morphologique. Elle n'en est pas moins très curieuse.

Leucospis gigas F. et *divers autres Chalcidiens*.

Si curieuse soit-elle, celle qui caractérise les pattes postérieures de plusieurs Hyménoptères chalcidiens est plus curieuse encore. La forme de ces pattes se superpose, presque dans tous

les détails, à celle des pattes antérieures les plus nettement préhensiles et fonctionnant comme telles.

Quelle que soit l'espèce envisagée, les dispositions morphologiques se correspondent trait pour trait, et nous en pren-

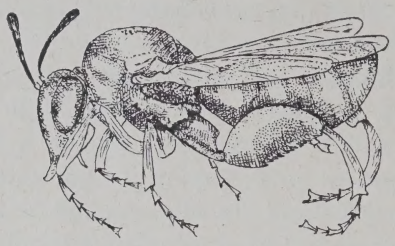


Fig. 44. — *Leucospis gigas*. Profil d'ensemble.

drons une connaissance complète en analysant l'une d'entre elles, *Leucospis gigas* F. par exemple (fig. 44).

Les pattes antérieures et moyennes de ce Chalcidien ne présentent aucune particularité notable. Les pattes postérieures

Fig. 45. — *Leucospis gigas*. Patte postérieure, très grossie.

(fig. 45) ont une *hanche* très longue, épaisse et comprimée latéralement, avec un bord supérieur très tranchant. Le *fémur*, très large, un peu plus long que la hanche, est également comprimé latéralement. Les deux faces latérales, convexes et glabres, sont légèrement chagrinées. La face inférieure, plane, obliquement coupée, est limitée en dehors par une rangée de 7 à 8 fortes dents, de longueur inégale, disposition tout à fait superposable à celle des fémurs antérieurs de *Mantispa*. Des

7 dents, les 4 distales sont taillées en biseau, les proximales sont pointues.

Le *tibia*, incurvé à concavité inférieure, va s'épaississant du fémur aux tarses; ses faces supérieure et latérales sont convexes, légèrement chagrinées; la face inférieure est creusée d'une gouttière longitudinale, limitée par deux crêtes à bord tranchant. Le tibia se prolonge par un ongle court, armé d'une épine à sa base interne. Les *tarses* s'insèrent à la racine de l'ongle, à l'extrémité distale du tibia. Celui-ci se rabat sur la face inférieure du fémur et s'applique exactement sur elle, en flexion forcée.

Les pattes postérieures de *Chalcis flavipes* Pnz. (fig. 46 et 47) et

Fig. 46. — *Chalcis flavipes*. Profil d'ensemble.

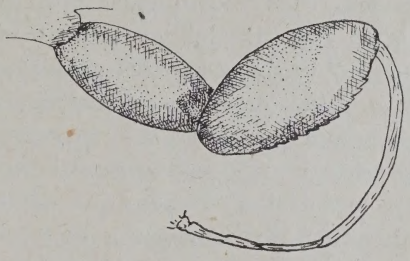


Fig. 47. — *Chalcis flavipes*. Patte postérieure, très grossie.

de divers autres Chalcidiens sont tout à fait semblables; elles ne diffèrent entre elles que par le nombre et les dimensions des dents qui bordent la face inférieure du fémur; l'ensemble conserve le même aspect.

Dire, en conséquence, que ces appendices sont, *morphologiquement*, des appendices préhensiles ne constitue nullement un paradoxe. D'ailleurs, la position relative même de ces appendices ajoute à la ressemblance. Chez nombre d'Insectes, des Hyménoptères en particulier, les pattes postérieures se meuvent dans un plan horizontal; chez *Leucospis gigas* et les Chalcidiens analogues, elles se déplacent nettement dans un plan vertical, ce qui faciliterait un fonctionnement préhensile.

Or, ni *Leucospis*, ni *Chalcis*, ni aucun des autres Chalcidiens, n'utilisent leurs pattes postérieures comme moyen de préhension quel qu'il soit. Bien entendu, cette apparence si nette a

beaucoup frappé les observateurs, et certains d'entre eux ont admis que ces pattes postérieures permettent à l'animal de s'accrocher à l'hôte sur lequel il pond. Le fait a été notamment affirmé pour *Palmon pachymerus* Wlk., Chalcidien qui dépose ses œufs dans les oothèques des Mantes. Considérant que des pattes préhensiles doivent nécessairement servir à la préhension, E. André [1] avance que *P. pachymerus* s'accroche aux ailes des Mantes au moyen de ses pattes postérieures. Il appuie son assertion sur de prétendues observations faites par Girard et Xambeu. Mais on sait aujourd'hui que l'Insecte dont il s'agit est un Proctotrypide, *Rielia manticida* Kieff, dont les appendices n'ont, en aucune manière, l'aspect de ceux des Chalcidiens et qui s'accroche sur les téguments de l'hôte au moyen de ses tarses. Plus récemment, Edm. Bordage a également assuré qu'un autre Chalcidien parasite des Mantides se maintient sur son hôte avec ses pattes postérieures jouant le rôle de pince. L'assertion mérite confirmation, car on doit toujours se demander dans quelle mesure l'apparence extérieure, jointe à l'idée préconçue, n'a pas trompé l'observateur, si excellent soit-il. On le doit d'autant plus que *Leucospis*, *Chalcis*, etc. ne s'accrochent certainement pas à leur hôte au moyen de leurs pattes postérieures. Ces pattes ne fonctionnent comme appendices préhensiles en aucune circonstance. J'ai pu observer *Leucospis gigas* en position de sommeil, cramponné à une feuille d'*Eryngium* : les tarses antérieurs et moyens jouaient le rôle essentiel ; les tarses postérieurs paraissaient moins solidement fixés. Dérangé, l'animal reprenait une position analogue et jamais on n'apercevait le moindre mouvement qui ait pour effet de saisir la feuille avec la pince fémoro-tibiale des pattes postérieures. Même, une pointe de la feuille se trouvant prise à un moment donné dans cette pince, l'Insecte aussitôt se dégage et applique ses tarses seuls sur le bord du limbe. Ces pattes sont donc exclusivement locomotrices. Il faut même remarquer que ces Chalcidiens ont une démarche plutôt lente, alors que l'épaisseur des fémurs laisserait penser à l'existence d'une musculature puissante.

(1) E. André. Le *Palmon pachymerus*. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. VII.
(2) Edmond Bordage. Notes biologiques recueillies à la Réunion. *Bulletin scient. Fr. et Belg.* 1912.

Si celle-ci ne sert ni à la préhension, ni à la marche, sert-elle au moins pendant la ponte ? aide-t-elle l'animal à s'arc-bouter au moment où il enfonce son stylet dans les tissus de l'hôte ? Il ne semble pas que l'on puisse admettre cette interprétation. Le Chalcidien qui pond s'agrippe surtout avec les tarses, plus spécialement avec les tarses antérieurs et moyens ; d'ailleurs, beaucoup de Chalcidiens ont les pattes postérieures tout à fait normales et leur attitude de ponte ne diffère pas de celle des Chalcidiens à pattes postérieures « préhensiles ». Au surplus, à supposer que la musculature ait pareille utilisation — non nécessaire —, la forte armure des fémurs et la forme des tibias demeurent sans emploi.

*
* *

Ainsi, l'examen détaillé des formes préhensiles permet de grouper un grand nombre d'appendices qui possèdent en commun quelques caractères établissant entre eux une indubitable convergence morphologique. Dès maintenant, toutefois, on aperçoit deux faits essentiels :

1° d'une part la convergence morphologique n'implique nullement l'existence de dispositions déterminées ; en présence d'un fémur large et armé, on ne saurait, par exemple, conclure à l'existence d'une hanche longue — ou son équivalent — et d'un prothorax allongé ; de même, un fémur large n'implique pas une armure faite de dents ou d'épines fortes et aiguës. A supposer donc que l'appendice envisagé fonctionne comme préhensile, ce fonctionnement ne dépend pas de certaines dispositions à l'exclusion des autres ;

2° d'autre part, la forme préhensile ne correspond nécessairement ni à un mode de fonctionnement ni à un régime.

Ces constatations, pourtant, n'excluent pas entièrement l'idée d'un rapport entre la capture des proies vivantes et la disposition spéciale aux appendices préhensiles. Que cette disposition ne corresponde pas toujours à ce mode de fonctionnement, cela n'empêcherait pas que ce fonctionnement impliquât cette disposition. S'il en était ainsi, la concordance existerait tout de même ; non plus rigoureuse et bilatérale, la forme impliquant

la capture de proies vivantes et celle-ci impliquant la forme, — mais simplement unilatérale et néanmoins incontestable, le régime impliquant la forme, c'est-à-dire certaines dispositions du fémur et du tibia des Insectes, ou des articles correspondants des Crustacés.

C'est ce qu'il faut maintenant examiner.

CHAPITRE II

FONCTIONNEMENT PRÉHENSILE EN DEHORS DE LA FORME PRÉHENSILE

Pour répondre à la question, il faut donc rechercher si, outre les Arthropodes que nous venons d'examiner, d'autres existeraient qui capturent les proies vivantes avec leurs pattes, bien que celles-ci n'aient nullement la conformation « préhensile ».

La question ainsi posée, le regard se porte aussitôt sur divers Hémiptères du groupe des Réduvides, de ceux des Gerrides et des Notonectides, sur divers Diptères, ou bien encore sur des Arachnides connus comme capturant des proies vivantes. Que donne alors pour chacun d'eux l'analyse morphologique?

1. Les Réduvides.

Les Hémiptères réduvides capturent des proies vivantes et les capturent avec leurs pattes. Tout comme les Mantes, ils stationnent, demeurent immobiles et saisissent la proie au moment où elle passe à leur portée. Ils ne poursuivent pas; tout au plus font-ils un léger bond. J'ai vu plusieurs d'entre eux, enfermés dans un tube, attraper au vol des Mouches introduites dans ce tube. Leur comportement, d'ailleurs, est connu. Telle est même la force de l'illusion, que d'excellents descripteurs, comme Fairmaire, ont pu écrire : « tous se nourrissent de proie et leurs pattes antérieures sont conformées à cet effet [1] ». Or, quiconque examine un Réduvide sans idée pré-

[1] *Op. cit.*, p. 109.

conçue, n'aperçoit nullement cette prétendue conformation des pattes extérieures.

Nabis lativentris Boh.

Cette conformation n'existe même pas chez ceux qui, comme *Nabis lativentris* Boh., ont une lointaine apparence préhensile (fig. 48). Aux *hanches*, relativement longues et contiguës sur la ligne médiane, égales au tiers environ du fémur, font suite, par l'intermédiaire d'un trochanter court, des *fémurs* fusiformes, mais peu épais pourtant, à surface entièrement convexe, inerme et simplement recouvert de poils souples, fins et courts, obliquement implantés d'arrière en avant, plus aptes à favoriser le glissement qu'à maintenir une proie. Les *tibias*, aussi longs que la face inférieure des fémurs, sont très légèrement arqués ; leur face inférieure porte, à droite et à gauche, une rangée d'épines, très fines et résistantes. Les *tarses* sont normaux.

Fig. 48. — *Nabis lativentris*. Tête et thorax, avec la patte antérieure vus de profil.

Les pattes moyennes sont constituées d'une manière analogue ; les hanches sont aussi relativement longues et contiguës, les tibias garnis de fines épines.

Or, il suffit de regarder *N. lativentris* saisir une proie pour s'assurer que les tibias moyens ne jouent aucun rôle dans la capture. Cette circonstance enlève toute signification aux épines de ce segment de membre et, par suite, au segment homologue du membre antérieur. De plus, les tibias antérieurs eux-mêmes n'interviennent pas seuls pour faire pince avec les fémurs ; les tarses entrent en jeu. Parfois aussi les tarses moyens contribuent à maintenir les proies qui s'agitent avec une trop grande violence (1).

En conséquence, dans ce cas limite où des membres, en

(1) J. C. Faure a vu une autre espèce de *Nabis* (*N. ferus*) capturer les proies, des chenilles de *Pieris brassicæ* et des Pucerons, directement avec leur rostre sans utiliser les pattes. Je n'ai jamais observé cette espèce dont le comportement diffère de celui de *N. lativentris* (J. C. Faure. Note sur un Hémiptère prédateur, *Revue de pathologie végétale et d'entomologie agricole*, 1923).

réalité normaux, ressemblent à des appendices préhensiles la ressemblance morphologique ne concorde pas exactement avec le fonctionnement ; dans ce cas, précisément, la partie armée du membre n'est pas seule utilisée dans la capture.

Reduvius personatus L.

L'étude des autres Réduvides confirme ces conclusions, puisqu'elle montre des appendices tout à fait normaux jouant le rôle d'appendices préhensiles. *Reduvius personatus* L. (fig. 49) est l'un des plus communs. La forme générale du corps ne présente aucune particularité qui puisse donner la moindre indication sur le comportement de l'animal ou sur son régime. Sans être massif, le corps est plutôt ramassé ; le *prothorax* est comparable, quant à sa longueur, au prothorax d'une série d'Hémiptères à régime phytophage. Les *pattes antérieures* ont nettement l'aspect d'appendices locomoteurs normaux. Seule, la *hanche* pourrait passer pour longue, en regard des hanches moyennes. Sur un individu, par exemple, la hanche antérieure mesurait 1 mm. 5 et la moyenne, 0 mm. 6 seulement. Mais cette dimension demeure tout de même extrêmement courte en regard de la longueur du fémur, égale à 5 millimètres. Le *fémur*, lui, ne diffère vraiment en rien d'un fémur quelconque de patte locomotrice stricte : relativement grêle et fusiforme, à surface entièrement convexe, ne présentant rien, en tout cas, qui ressemble à une gouttière inférieure, il est inerme, simplement revêtu de poils fins et souples. L'absence d'épines ou de dents constitue même un caractère différentiel utilisé pour séparer ce Réduvide et les suivants d'autres Hémiptères.

Fig. 49. — *Reduvius personatus*. Profil d'ensemble.

Le *tibia* qui lui fait suite, long de 4 millimètres, est convexe sur ses faces latéro-dorsales. Sa face inférieure est un bord tranchant dans les deux tiers proximaux et forme, dans le tiers distal, une surface triangulaire plane et inerme. Les tarses n'ont rien de particulier.

Les pattes moyennes sont conformées de la même manière. Peut-être sont-elles un peu plus courtes que les antérieures.

Aucun de ces appendices ne présente donc la moindre particularité morphologique qui puisse passer pour correspondre à la capture des proies vivantes : cette capture entre pourtant dans le comportement normal de *R. personatus*.

Harpactor iracundus Scop.

De même en est-il pour *Harpactor iracundus* Scop. Les *hanches* des pattes antérieures sont courtes ; les *fémurs* presque exactement cylindriques, et plus grêles encore que ceux de *R. personatus*, sont inermes, ne portant que des poils courts, incapables d'agripper une proie. Les *tibias*, également cylindriques, aussi longs que les fémurs, ne portent aussi que des poils fins, couchés d'arrière en avant, disposition qui facilite plutôt le glissement des proies que leur contention (fig. 50).

Fig. 50 — *Harpactor iracundus*. Profil d'ensemble.

Toutes les autres pattes sont semblables. Seules, les postérieures, les plus longues, offrent un aspect vaguement préhensile, en ce sens que les fémurs sont très légèrement incurvés.

Bien que dépourvu de toute conformation spéciale, *H. iracundus* capture, néanmoins, des proies vivantes sans la moindre difficulté avec ses pattes antérieures. Souvent, il stationne sur les fleurs et saisit les Insectes qui passent. En dépit de leur gracilité, fémur et tibia font pince, et de telle manière que l'intervention de tarses ne paraît pas nécessaire.

Pirates stridulus Scop.

A quelques détails près, la conformation d'ensemble de *Pirates stridulus* Scop. et celle de ses pattes se ramène exactement aux précédentes. Pourtant, les *hanches* sont proportionnellement plus longues ; elles équivalent, environ, aux 2/3 du *fémur*.

Celui-ci, un peu épais, a une face inférieure étroite, limitée en dedans par une arête peu élevée, entièrement dépourvue d'épines et de dents. Le *tibia*, également inerme, est épais à son extrémité distale taillée en biseau. Tarses normaux (fig. 51) ; en somme, appendices tout à fait inermes, auxquels la forme un peu épaisse des fémurs ne suffit pas à donner l'aspect préhensile. *P. stridulus* n'en capture pas moins, sans difficulté, des proies vivantes avec ses pattes antérieures.

Fig. 51. — *Pirates stridulus*. Profil d'ensemble.

Coranus ægyptius Fab.

Un autre Réduvide, *Coranus ægyptius* Fab., met pleinement en évidence cette possibilité de capturer avec des membres tout à fait normaux (fig. 52). Les *hanches* antérieures de cet Insecte et les *trochanters* sont très courts. Les *fémurs*, légèrement fusiformes, très pubescents, complètement inermes, sont convexes sur toutes leurs faces, sans aucune trace de sillon ni gouttière. Les *tibias*, presque régulièrement cylindriques, également pubescents, sont un peu élargis à leur extrémité distale. Les *tarses* n'ont aucune particularité notable, ni les membres des autres paires.

Fig. 52. — *Coranus ægyptius*. Profil d'ensemble.

Rien, en somme, à examiner ces divers Réduvides morts ou au repos, ne laisse supposer qu'il s'agit d'un carnassier se nourrissant de proies vivantes et les capturant avec ses pattes antérieures. Ces pattes ont une apparence tout à fait normale ; elles ne se meuvent pas spécialement dans un plan vertical ; leur articulation est une glène qui rend possibles tous les mouvements ; en cela, les Réduvides ressemblent à beaucoup d'autres Insectes non carnassiers. De même, la forme légèrement épaissie des fémurs n'a aucune signification, car cette forme existe chez les Hémiptères exclusivement phytophages, comme les Lygéides, *Lygæus militaris* F. entre autres ; la forme générale du corps ne les distingue en rien, non plus de la majorité des Hémiptères.

2. Les Gerrides.

Certains Hémiptères, au surplus, ne présentent même pas cet épaississement fusiforme du fémur des Réduvides.

Velia currens F.

C'est à peine si, chez *Velia currens* F. (fig. 53), les 3 paires de pattes sont un peu fortes. En tout cas, les hanches sont courtes, presque réduites à un condyle sphérique. *Fémurs* et *tibias* antérieurs sont complètement inermes ; on aperçoit seulement une pubescence légère de poils souples. Les fémurs antérieurs et postérieurs sont un peu plus forts que les moyens, bien que la différence soit peu marquée. Les tibias antérieurs sont à peine plus courts que les fémurs. La face inférieure des fémurs et tibias ne présente rien de particulier. Ces pattes antérieures n'ont donc rien qui rappelle la conformation préhensile.

Fig. 53. — *Velia currens*. Profil d'ensemble.

Les autres pattes sont également inermes, du moins chez les larves et nymphes. Mais, comme pour souligner l'absence de toute armure aux pattes antérieures, les fémurs postérieurs de l'adulte portent, à la face inférieure, deux dents très marquées, l'une entre le tiers moyen et le tiers distal, l'autre entre le tiers moyen et le tiers proximal ; le bord tout entier est très finement crénelé. La manière de vivre de l'adulte ne différant en rien de celle des larves et des nymphes, l'apparition tardive de cette armure ne saurait avoir la moindre signification fonctionnelle.

Gerris paludum F.

La forme et la position des *hanches* de *Gerris paludum* (fig. 54) ressemblent à celles de *Velia currens* F. *Fémurs* et *tibias* sont complètement inermes, sauf une pubescence légère qui se concentre en une ligne continue de poils très courts et un peu serrés, limitant, à la face inférieure du fémur, un sillon

à peine perceptible, presque un simple méplat. Le tibia est prismatique triangulaire, d'aspect normal.

Les autres paires de pattes sont construites sur le même

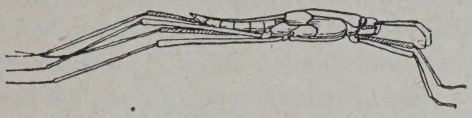


Fig. 54. — *Gerris paludum*. Profil d'ensemble.

modèle. Les fémurs des pattes moyennes sont seulement un peu plus longs que ceux des antérieures.

Limnobates stagnarum L.

Avec *Limnobates stagnarum* L., le paradoxe de la capture des proies avec des pattes ne présentant aucune disposition préhensile est poussé jusqu'à l'extrême. Sans doute, l'animal est effilé ; mais sa longueur dépend plutôt de la tête que du prothorax (fig. 55), de sorte que les pattes antérieures sont éloignées de la base du rostre. D'ailleurs, bien que rapprochées l'une de l'autre sur la ligne médiane, les *hanches* sont courtes. Les *fémurs*, qui forment le segment le plus long, sont particu-

Fig. 55. — *Limnobates stagnarum*. Profil d'ensemble.

lièrement grêles, complètement inermes et lisses, ainsi que les *tibias*.

Dans son ensemble, l'appendice est caractérisé par sa gracilité et rien ne révèle qu'il puisse saisir, et surtout retenir, des proies vivantes.

Aucun doute ne subsiste, pourtant, sur ce point, en ce qui concerne ces trois Hydromètres. Tous trois se comportent de la même manière ; ils sautent d'un seul bond sur les proies qui

passent à leur portée, les capturent avec leurs pattes antérieures, et *exclusivement* avec ces pattes. La pince fémoro-tibiale retient solidement les proies qui se débattent le plus vivement, sans que les autres pattes interviennent jamais.

Ces Insectes capturent même des proies très disproportionnées à leur taille. J'ai vu des larves de *Velia currens*, longues à peine de 4 à 5 millimètres, saisir des Mouches communes (auxquelles j'avais préalablement rogné les ailes) beaucoup plus volumineuses qu'elles ; elles les retenaient solidement, en dépit de la perte de force résultant du grand angle que faisaient fémurs et tibia.

Les Gerrides déploient donc une force considérable, et ce fait mérite d'autant plus d'être souligné que les fémurs, grêles ou très grêles, sont incapables de loger de grandes masses musculaires. La gracilité de ces appendices acquiert, par suite, toute sa signification, surtout si on les compare aux appendices analogues ou homologues que nous avons rencontrés chez d'autres Arthropodes. Chez les Mantes, les Mantispes, les Squilles, en particulier, le fémur, ou son équivalent, large et relativement épais, renferme une musculature puissante qui s'accorde, *à priori*, avec le mode de fonctionnement de ces appendices. Sans doute, les fémurs des Ranâtres sont relativement grêles ; mais ce fait paraissait constituer une exception négligeable. La répétition et l'aggravation de cette disposition chez les Gerrides lui donne toute sa valeur. Celle-ci augmente encore, s'il se peut, lorsqu'on met en ligne de compte les fémurs épais des Chalcidiens, susceptibles de renfermer des muscles gros et forts et pourtant sans emploi.

Les Gerrides fournissent une autre indication, non moins importante : les auteurs rapportent que *Gerris paludum* n'utilise pas ses pattes antérieures quand il se déplace sur l'eau. Le fait est exact, et j'ai pu le constater aussi chez *Velia currens*. Peut-être serait-il excessif de dire que ces pattes demeurent constamment inactives dans la marche ; elles sont, en tout cas, peu actives. Doit-on établir un rapport entre cette inaction et la capture des proies ? Bien que n'étant pas morphologiquement spécialisés, ces appendices ne le seraient-ils pas fonctionnellement ? En réalité, cette inactivité locomotrice ne semble nullement corrélative d'un fonctionnement préhensile ; les deux

modes de fonctionnement ne sont en aucune manière antagonistes. L'observation, même sommaire, de *Limnobates* le prouve aisément. Cet Insecte vit dans les mêmes conditions que *Gerris* et *Velia*, il utilise toutes ses pattes pendant la marche, aussi bien les antérieures, qui servent aussi à saisir les proies, que les moyennes et les postérieures, qui ne prennent aucune part à la capture. Or, les pattes antérieures n'ont aucune spécialisation morphologique dans le sens préhensile ; au contraire, leur extrême gracilité pourrait passer pour l'opposé d'une telle différenciation.

De même, tous les Réduvides, comparables aux Gerrides par la conformation non préhensile des pattes antérieures, les utilisent aussi bien dans la marche que dans la capture des proies. Leur marche est tout à fait « normale », en dépit de la contiguité des hanches. On s'en rend tout spécialement compte en regardant marcher *Nabis lativentris* dont les hanches, relativement longues, parallèles entre elles, n'empêchent nullement les fémurs de s'écarter l'un de l'autre pendant la marche.

Bien mieux, la différenciation morphologique des pattes ne supprime pas leur fonctionnement comme appendices locomoteurs. J'ai précédemment signalé (1) le cas pour les Mantes, et il convient d'y insister ici. Non seulement l'Insecte utilise ses pattes préhensiles pendant la marche, mais encore il se déplacerait difficilement s'il ne les utilisait pas. Ces pattes, d'ailleurs, se comportent comme des pattes locomotrices quelconques, les tarses s'appliquent sur le substrat ; ni le tibia, ni même son éperon ne viennent le heurter ; jamais la pince tibio-fémorale ne sert à hisser l'Insecte d'un rameau sur l'autre.

Ainsi, la forme préhensile ne correspond à aucune différenciation fonctionnelle de l'appendice, qui reste locomoteur tout en pouvant devenir un instrument de capture. On ne saurait donc admettre que le fonctionnement préhensile d'une patte de forme normale supprime le fonctionnement locomoteur de cette même patte. Il convient d'ajouter, d'ailleurs, que les pattes postérieures de *Velia currens* ne prennent guère plus de part au déplacement que les pattes antérieures. Ce sont

(1) Voir p. 19.

les pattes moyennes qui déterminent la progression ; les pattes postérieures semblent surtout servir de soutien.

En conséquence, on n'aperçoit chez ces Hémiptères aucune modification de forme ou de fonctionnement qui soit en rapport immédiat et exclusif avec la capture des proies. Ce sont, à tous égards, des pattes quelconques.

3. Notonectes et Corises.

L'examen de quelques Hémiptères aquatiques et carnassiers va confirmer et étendre ces conclusions.

Les Notonectes.

Les pattes de Notonectes, par exemple, ne donnent pas, à première vue, l'impression d'une patte ravisseuse. L'aspect général de l'animal lui-même ne suggère rien de spécial quant à son régime (fig. 56). L'analyse détaillée ne suggère pas davantage pareille conclusion. Assurément, les *hanches*, égales environ à la moitié de la longueur du fémur, sont relativement longues ; elles s'insèrent au bord *antérieur* du prothorax, mais elles sont rabattues d'avant en arrière et fort peu mobiles ; le rebord de la tête et la base du rostre gêneraient, d'ailleurs, leur extension. Le *fémur* est un peu épais, légèrement comprimé ; ses faces latérales sont convexes et lisses, ainsi que leur bord supérieur ; sa face inférieure, relativement large, est un peu aplatie vers sa moitié distale ; sa surface est lisse. Tout au plus aperçoit-on quelques rides transversales, à peine visibles au binoculaire, qui occupent le quart distal dans la région fémoro-tibiale. C'est une apparence assez vague, sur laquelle il n'y a d'autant moins lieu de s'arrêter que la région ridée ne peut guère entrer en contact avec les proies capturées. Le *tibia* est un peu plus court que le fémur et le trochanter réunis ; il est aplati de haut en bas, et nette-

Fig. 56. — *Notonecta glauca.* Profil d'ensemble.

ment excavé en gouttière en dessous. Les bords de la gouttière portent des poils longs, serrés, souples, sans résistance aucune et qui, couchés d'arrière en avant, ne sauraient apporter la moindre aide à la capture et à la contention des proies. On n'aperçoit ni épines ni dents.

La structure des *tarses* ressemble à celle du tibia, surtout celle du 1er article.

L'étude détaillée confirme donc l'impression d'ensemble.

Sur les pattes moyennes on relève un détail intéressant : le fémur porte, tout au bord de la face externe, presque à l'extrémité distale, une forte dent plantée perpendiculairement à l'axe longitudinal du fémur. Comme ce fémur est, au moins, aussi épais que l'antérieur, que le tibia et les tarses diffèrent peu du tibia et des tarses antérieurs, que le tibia porte même une rangée externe de petites épines très courtes et très serrées, on pourrait être tenté de voir dans la dent fémorale une armure constituant, avec celle du tibia, une armure préhensile. Or, les naturalistes n'ont pas admis ce rôle pour ces pattes moyennes et attribuent à la dent fémorale un rôle tout autre : elle servirait à nettoyer les pièces buccales.

Je n'ai pas à me prononcer sur cette attribution qui n'est encore, sans doute, qu'une interprétation morphologique (1). Nous retiendrons seulement qu'en dépit d'une apparence qui y conduirait en quelque mesure, les descripteurs n'ont pas attribué aux pattes moyennes un rôle préhensile, évidemment contraire aux faits. Ils n'ont pas songé davantage à l'attribuer aux pattes postérieures. Pourtant, le bord inférieur des fémurs de ces pattes porte une ligne d'épines courtes, mais raides, et les tarses en possèdent deux semblables, l'une à droite, l'autre à gauche. Or, ces pattes postérieures, moins encore que les moyennes, ne contribuent jamais à capturer une proie.

Leur structure serait donc pour nous sans intérêt, si elle ne s'opposait précisément à la structure des pattes antérieures, qui n'ont à aucun degré la structure préhensile, alors qu'elles en ont le fonctionnement. En effet, quand les Notonectes, nageant sur le dos, rencontrent une proie, elles la saisissent

(1) La section de ces stylets, effectuée par R. Poisson (Recherches sur les Hémiptères aquatiques, *Bull. Biol. Fr. et Belge*, 1924), ne détermine aucun trouble dans la vie de l'animal.

entre fémurs et tibias antérieurs et la maintiennent ainsi. Rarement la hanche se place en complète extension ; le plus souvent, l'Insecte vient au-dessous de sa proie et la saisit, tout en laissant les hanches en demi-flexion sur le sternum et les fémurs en demi-flexion sur les hanches. Accessoirement, et dans le cas d'une proie volumineuse ou de forme allongée, telle qu'une larve de Chironome, les pattes moyennes interviennent, une fois la capture faite, et d'une façon momentanée. A l'ordinaire les pattes antérieures fonctionnent seules.

Les Corises.

Les Corises, Hémiptères également trapus et à prothorax court, capturent aussi avec leurs pattes antérieures. Celles-ci ont une conformation un peu spéciale, mais dont aucune des particularités ne concorde avec la capture des proies vivantes. La particularité qui donne à ces appendices leur facies réside dans le tarse ; elle n'est pas entièrement comparable du mâle à la femelle, et ce dimorphisme lui-même ne s'accorde guère avec l'idée d'un fonctionnement préhensile.

De ce point de vue, d'ailleurs, il faut noter la brièveté des pattes antérieures considérées dans leur ensemble et relativement tant au corps entier qu'aux deux autres paires d'appendices. Aucune différence n'existe, à cet égard, entre les deux sexes. Aucune différence n'existe, non plus, dans la proportion relative des segments. La *hanche* est longue, égale à la moitié du fémur environ ; le *fémur* est très légèrement fusiforme, un peu plus chez le mâle que chez la femelle. La totalité de sa surface est convexe ; sa face inférieure, notamment, ne présente aucun méplat ; le segment est entièrement inerme ; on peut dire même qu'il est lisse. Il faut signaler, pourtant, à la partie inférieure, une zone très finement striée, occupant les 2/3 proximaux chez le mâle et seulement la moitié chez la femelle.

Le *tibia* est court, plus court que la moitié du fémur et ne présente rien de particulier, sinon une dent terminale et externe, au moins chez le mâle.

Le *tarse*, uniarticulé, est assez long, presque aussi long que le fémur. La face supérieure est convexe dans les deux sexes.

Chez la femelle (fig. 57), la face inférieure est concave, lisse, nettement en forme de cuillère ; le bord antérieur est un peu épais et porte deux rangées parallèles de poils : l'une, de poils longs, sépare ce bord de la face supérieure, l'autre, de poils plus courts et plus serrés. Le bord postérieur porte une seule rangée de poils longs. — Chez le mâle (fig. 58) la face inférieure a une forme très différente. Ses bords sont sensiblement parallèles et son extrémité distale arrondie ; la face inférieure elle-même est partagée, dans le sens de la longueur, en trois zones distinctes, une médiane et deux latérales. La médiane, en triangle isocèle, est bordée en dedans par une rangée d'épines très courtes, très fines et très serrées, par une file de poils longs et souples. Entre ces deux rangées, le tégument est entièrement lisse, ainsi que le tégument en dehors

Fig. 57. — Tête et patte antérieure de Corise femelle.

Fig. 58. — Tête et patte antérieure de Corise mâle.

des zones latérales. La zone médiane est surélevée par rapport aux zones latérales; en section transversale, ces tarses donneraient à peu près l'image d'un trapèze.

En somme, le tarse antérieur du mâle et celui de la femelle appartiennent chacun à un type différent ; mais l'on ne peut dire que l'un et l'autre aient une disposition préhensile. Le fait est évident pour la femelle, dont le tarse en cuillère n'est pas plus apte à saisir et retenir qu'un tarse de n'importe quelle forme. Et puisque cette femelle capture des proies vivantes en utilisant ses pattes antérieures, il faut bien convenir que la rangée de fines et courtes épines qui traverse la face inférieure des tarses du mâle n'ajoute rien à la capacité de préhension. Au surplus, la brièveté même des pattes ne nuit pas à leur fonctionnement, et les Corises saisissent les proies vivantes aussi bien que si ces pattes dépassaient longuement la tête.

Ce dimorphisme sexuel des Corises, si net et si expressif, n'est pas un fait exceptionnel. Il est très fréquent, en particu-

lier chez les Amphipodes, où les mâles possèdent des péréiopodes terminés par des pinces, tandis que les femelles n'ont que des griffes. On pourrait donc admettre que les pinces favorisent l'accouplement ; mais cette interprétation est contredite par le fait que, chez certaines espèces, les deux sexes ont tous les péréiopodes terminés par des griffes, alors que l'accouplement s'effectue de la même manière. Par là se trouve soulignée avec force l'indépendance de la forme et du fonctionnement.

4. Les Diptères carnassiers.

Les Diptères carnassiers fournissent, eux aussi, des faits du même ordre. Ils capturent des proies avec leurs pattes antérieures, que rien ne distingue des pattes de tous les autres Diptères. Aucune différence n'existe, non plus, dans l'ensemble du corps.

La description morphologique de *Scatophaga stercoraria* en

Fig. 59. — *Scatophaga stercoraria*. Profil d'ensemble.

Fig. 60. — *Scatophaga stercoraria*. Patte antérieure, grossie.

donne la preuve irréfutable. Considérée dans son ensemble, la forme de cette Mouche (fig. 59) n'attire pas spécialement l'attention et ne suggère certainement pas l'idée d'un Insecte capturant des proies vivantes avec ses pattes antérieures. Celles-ci, à leur tour, ne présentent, de prime abord, aucune particularité essentielle (fig. 60). Si les hanches paraissent longues, par rapport à la moyenne, on se rend aisément compte que leur longueur correspond à celle que l'on observe chez de nombreux Diptères non carnassiers (fig. 61). Cette longueur est égale, environ, à la moitié de celle du *fémur*. Ce dernier est relativement large ; il est recouvert de poils abondants, fins, longs et souples ; mais il ne porte aucune épine, aucune

dent ; il est entièrement inerme. Le *tibia*, un peu plus court que le fémur, — 1/3 environ — est aussi recouvert de poils, relativement courts, fins et serrés, obliquement plantés d'arrière en avant, position plus favorable au glissement qu'à la contention. A l'extrémité distale, on aperçoit deux poils plus longs et plus raides fixés sur l'angle supérieur, et deux autres sur l'angle latéral externe. Aucun d'eux ne saurait faire office d'épine. Les *tarses* sont du type courant ; ils sont un peu moins longs aux pattes antérieures qu'aux deux autres paires. Dans leur ensemble, du reste, ces pattes antérieures sont les plus courtes, et cette brièveté porte sur le fémur comme sur le tibia. Il suffit, pour s'en assurer, de jeter un regard sur la figure 60. Ceci encore n'est pas une particularité propre à un Diptère prédateur ; nombre d'autres Diptères la possèdent ; elle n'a, chez eux, aucune signification spéciale. — Les appendices moyens et supérieurs ne sont pas mieux « armés » que les antérieurs.

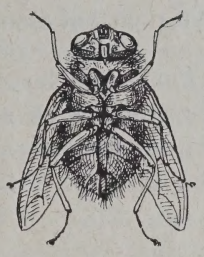


Fig. 61. — Diptère non carnassier (Tachinaire) vu en dessous, pour montrer les dimensions relatives des hanches.

L'analyse morphologique ne révèle donc rien qui indique, *a priori*, les mœurs de cet Insecte. Elle l'indique si peu que ces mœurs étaient, jusqu'ici, mal connues. Je me suis assuré que *Scatophaga stercoraria* se comporte, vis-à-vis des proies vivantes, d'une manière tout à fait comparable à celle d'une Mante religieuse. Elle stationne sur les plantes, reposant sur ses six pattes, dans une attitude quelconque. Quand passe un Insecte de petite taille, notamment un petit Diptère, *S. stercoraria* le saisit d'un bond avec ses pattes antérieures et le maintient entre fémur et tibia. Les tarses interviennent également et même, si la victime se débat, les pattes moyennes, leurs tarses tout au moins, prennent part à la capture. Quand la proie survient brusquement, les mouvements des prédateurs s'effectuent trop vite pour pouvoir être suivis en détail ; quand la proie, au contraire, approche lentement, — ce que l'on obtient en enfermant prédateur et victime dans un tube — on constate que *S. stercoraria* commence par se dresser sur ses pattes moyennes et

postérieures, relevant ses pattes antérieures; elle demeure ainsi tant que la proie n'arrive pas à sa portée : quand ce moment arrive, *S. stercoraria* saute à courte distance et capture. Je n'ai jamais vu le Diptère effectuer ses captures au vol et je ne pense pas qu'il le fasse ; je l'ai fréquemment observé, au contraire, dans l'attitude que je viens de signaler, qui rappelle de très près celle des Mantes. Les dispositions morphologiques diffèrent pourtant essentiellement.

Par contre les dispositions caractéristiques de *S. stercoraria* se retrouvent chez d'autres Diptères, également prédateurs, tels que les Asilides. J'ai observé, entre autres, *Machimus pilipes* (fig. 62 et 63). C'est un Insecte à prothorax épais, sur le bord

Fig. 62. — *Machimus pilipes*. Profil d'ensemble.

Fig. 63. — *Machimus pilipes*. Vu en dessous.

antérieur duquel s'insèrent les *hanches* antérieures. Celles-ci sont plutôt longues, presque égales à la moitié de la longueur du fémur ; nous venons de voir que cette disposition n'a rien de spécifique. Les *fémurs* ne sont pas épais ; ils sont couverts de poils longs et souples et leur face inférieure, tout à fait inerme, ne présente ni gorge ni sillon. La face supérieure, par contre, porte 7 épines assez fortes ; 3 d'entre elles, implantées un peu en dedans, occupent le tiers moyen; les 4 autres occupent le quart antérieur : une apicale externe, une apicale interne, une immédiatement en arrière de l'apex, la quatrième sur la ligne médiane, plus en arrière encore. Inutile d'ajouter que ces épines ne sauraient aider à la capture des proies.

Le *tibia* dépasse un peu le fémur en longueur. Sa face infé-

rieure est inerme, sauf à l'apex qui porte 4 épines rangées sur une ligne transversale : 2 médianes courtes, une externe et une interne plus longues, plus en dehors ; tout à fait à l'apex, une 5e épine. Toutes sont implantées obliquement d'arrière en avant et ne peuvent nullement jouer un rôle dans la capture ; leur force de pénétration, d'ailleurs, n'est pas très grande, car elles manquent de rigidité. A plus forte raison ne faut-il tenir aucun compte de deux épines plantées sur la face externe, une à chaque extrémité du tiers moyen, ni d'une rangée de 6 épines régulièrement espacées d'un bout à l'autre du bord supérieur; ni davantage de 3 épines occupant le tiers proximal, en dedans de ce bord supérieur. Non seulement la direction de ces épines ne permet pas de leur attribuer un rôle effectif dans la prise, mais encore leur mode d'implantation rend leur action tout à fait illusoire : elles sont *articulées* sur le tibia et n'ont, par suite, aucune rigidité. En fait, fémur et tibia sont pratiquement inermes.

Les divers articles des *tarses* sont relativement longs et, eux aussi, revêtus d'épines, les unes courtes, *couchées* sur la face inférieure, les autres longues, fixées sur les bords latéraux. Soit par leur position, soit par leur situation, elles sont dénuées d'action.

Les *fémurs* et *tibias moyens* diffèrent peu des antérieurs. Les *pattes postérieures* sont les mieux armées : la face inférieure du fémur porte 6 épines sur le bord externe, 4 sur le bord interne et 3 sur la ligne médiane, celles-ci proximales. Sur le tibia existe une rangée latéro-externe de 5 épines, sans compter les apicales, et 3 épines sur le bord supérieur. Les tarses ressemblent à ceux des appendices antérieurs. En dépit de cette armure, les pattes postérieures ne prennent que très exceptionnellement part aux captures ; encore n'interviennent-elles que par les tarses. Et comme ceux-ci exercent sur la victime une traction dans le sens même de l'obliquité des épines, elles ne peuvent s'accrocher, d'autant moins qu'elles sont articulées et se couchent parallèlement à l'axe du membre sous la moindre pression. Dépourvus d'épines, les tarses feraient certainement prise d'une façon plus efficace, comme ils font prise, par simple adhérence, chez un très grand nombre d'Insectes qui

s'attachent — et solidement — aux femelles, au moment de l'accouplement, comme à un substrat quelconque.

C'est, d'ailleurs, surtout par les tarses, antérieurs, longs et souples, plutôt que par la pince fémoro-tibiale, que *M. pilipes* capture et retient ses proies. Il se déplace par envolées courtes et saccadées, et tombe droit sur les proies qu'il rencontre posées sur le sol ; il les enveloppe, pour ainsi dire, avec ses tarses, et, de toute évidence, les épines ne jouent aucun rôle dans la circonstance. Nous n'apercevons, en somme, aucune disposition morphologique que l'on puisse considérer comme directement en rapport avec les captures.

5. Les Araignées thomisides.

Nous n'en apercevrons pas davantage en examinant les Araignées du groupe des Thomisides. Ce sont des Araignées tout à fait libres, ne tissant pas de toile. Elles se trouvent donc, à ce point de vue, dans les mêmes conditions que les Insectes carnassiers dont nous venons de parler. Ces Araignées, en effet, stationnent sur des plantes ou tout autre substrat, conservant une immobilité presque complète tant qu'un Insecte quelconque ne vient ébranler ce substrat. A ce moment, elles entrent brusquement en action ; elles se précipitent, agrippent la proie avec leurs deux premières paires de pattes ; celles-ci se replient aussitôt, amènent la victime vers les chélicères, contre lesquelles elles la maintiennent un instant, ne desserrant l'étreinte qu'une fois les chélicères implantés dans les tissus de la proie et quand celle-ci cesse de s'agiter violemment.

Les pattes fonctionnent donc comme appendice préhensile ; elles s'étendent, puis se replient, et se replient avec une force suffisante pour maintenir une proie souvent volumineuse, telle qu'une Abeille. Or, morphologiquement, ces pattes ne présentent aucune particularité qui puisse passer pour favorable à ce mode de fonctionnement. Elles possèdent bien, à la face inférieure du tarse, du métatarse et dans la portion apicale du tibia, des épines latérales, mais ces épines sont très obliquement plantées et ne constituent pas un secours pour la capture. En cela, d'ailleurs, ces pattes ressemblent à celles d'un grand nom-

bre d'Araignées, qui fonctionnent d'une toute autre manière, qui n'ont pas, du moins, un rôle préhensile. Ces dernières, qui stationnent sur une toile, agrippent simplement des proies que la toile retient, les ongles des tarses jouent le rôle prépondérant et suffisent pour imprimer à l'animal capturé un mouvement de rotation, pendant lequel il est emmailloté par l'Araignée. De ces Araignées, telles que les Epéires, les Tégénaires, aux Thomises, on n'aperçoit aucune différence essentielle dans la constitution morphologique des pattes.

L'importance de ce fait s'accroît encore, si l'on se souvient que les Araignées possèdent des chélicères en forme d'appendices préhensiles. J'ai précédemment indiqué que ces chélicères ne pouvaient directement saisir une proie en raison de leur position relative. N'est-il pas tout à fait expressif que des appendices, dont l'apparence morphologique évoque l'idée de préhension, n'interviennent pas dans la capture, alors que des appendices à fonctionnement préhensile ont une conformation morphologique entièrement quelconque ?

Ainsi, une fois exclus les Arthropodes à pattes morphologiquement préhensiles, nous en trouvons un certain nombre d'autres qui se nourrissent de chair vivante et capturent leurs proies avec les pattes. Nous constatons alors que la forme de ces pattes est exactement celle d'une patte locomotrice normale : ces Arthropodes capturent et maintiennent solidement, bien que dépourvus de pinces armées d'épines ou de dents.

CHAPITRE III

RÉGIME CARNASSIER ET CAPTURE DES PROIES

Une dernière recherche reste à effectuer : tous les Arthropodes qui se nourrissent de chair vivante capturent-ils avec leurs pattes ? Dans la négative, ne faudrait-il pas examiner si leur comportement tient à une incapacité d'ordre anatomique ?

En jetant un regard d'ensemble sur les animaux que nous venons de passer en revue, on constate que les pièces buccales d'un certain nombre d'entre eux, les Hémiptères, forment un rostre qui perfore, mais ne saisit pas. Ces Insectes ne captureraient pas facilement une proie *vivante*, sans utiliser leurs pattes. Ils pourraient piquer un végétal, comme certains le font, une proie inerte ou peu mobile comme le font les Chalcidiens qui introduisent leur tarière et pondent dans le corps de divers hôtes (1). Dès que la proie se meut et se déplace, force leur est bien de s'agripper à elle d'une manière ou d'une autre avec leurs pattes, puisque ces proies les attirent.

Par contre, d'autres Arthropodes, les Mantes, les Mantispes, *Saga pedo*, ont pour pièces buccales des mandibules, parfois puissantes, qui semblent parfaitement capables de saisir directement une proie mobile, sans l'intermédiaire des pattes. Aucun d'eux, pourtant, ne procède ainsi ; leurs mandibules n'interviennent qu'après la capture ; elles dépècent et broient l'Insecte maintenu par les pattes.

Faut-il considérer ces faits comme décisifs et admettre que les Arthropodes carnassiers utilisent tous leurs pattes comme instrument de capture ? Avant de généraliser, un examen attentif s'impose ; il convient de soumettre à l'observation pro-

(1) Ainsi que *Nabis ferus* L. suivant J. C. Faure (v. p. 66).

voquée tous les animaux qui capturent des proies vivantes.

Or, parmi les Insectes les plus communs, représentés par de très nombreuses espèces, un grand nombre existant qui n'utilisent pas leurs pattes de cette manière, ou ne les utilisent, tout au moins, que très accessoirement.

1. Les Guêpes.

Les Guêpes constituent l'un de ces groupes. Ces Hyménoptères, on le sait, poursuivent et capturent des Diptères, qu'ils donnent à leurs larves. Ils ne poursuivent pas, au sens vrai du mot, mais ne stationnent pas non plus ; ils ne saisissent pas davantage les Mouches qui passent à leur portée, ils sautent sur les Mouches posées. Ils sautent sur elles, non pas avec leurs pattes, mais les mandibules largement ouvertes. *Secondairement*, les pattes antérieures, voire les moyennes, entrent en jeu soit par le fémur et le tibia formant pince, soit plus fréquemment par les tarses. La capture effectuée, les pattes lâchent prise et la Guêpe mallaxe avec les mandibules seules. Par moments, les tarses antérieurs interviennent, d'un mouvement bref, aidant à maintenir ou à faire tourner. Les pattes, et spécialement les tarses, n'ont rien de particulier. Celles de *Vespa germanica* F., que j'ai plus spécialement en vue ici, sont proportionnellement courtes ; rien, en elles, ne rappelle la forme préhensile.

2. Les Orthoptères phasgonurides.

Les Orthoptères phasgonurides constituent un second groupe fort intéressant. Quelques-uns sont franchement carnassiers, comme *Phasgonura viridissima*, d'autres ont un régime mixte et mangent, à l'occasion, des tissus végétaux. Or, tous ont des pattes antérieures fortement armées et qui méritent description.

Les pattes antérieures de *Phasgonura viridissima* ont un *fémur* un peu épais dont les faces latérales et supérieures sont lisses, dont la face inférieure est limitée par deux crêtes ; l'interne

porte 6 épines courtes, obliques de la base à l'apex et séparées en deux groupes de trois, l'un occupant le tiers médian, l'autre le tiers distal : la crête externe ne porte rien. Entre les deux, un bourrelet longitudinal et médian fait une légère saillie. Les *tibias*, un peu plus longs que les fémurs, ont une face latérale interne lisse ; l'externe porte 3 fortes épines, une proximale, une moyenne, une distale ; la face inférieure, plane, est limitée en dedans par une rangée de 6 fortes épines équidistantes, en dehors par une rangée de 5 épines semblables. Les *tarses* sont inermes. Les pattes moyennes sont entièrement semblables. Aux pattes postérieures, la face inférieure du *fémur* est limitée par deux crêtes ; l'externe porte une vingtaine de spinules obliques, l'interne une douzaine ; les trois autres faces sont inermes et lisses. Les *tibias*, aussi longs que les fémurs, minces à face inférieure convexe et lisse, portent sur leur face supérieure deux rangées de fortes épines, 25 en dehors et 20 en dedans, qui n'ont aucun rôle préhensile possible.

Il faut enfin ajouter que le prosternum et le mésosternum portent, chacun, deux lobes longs et acuminés.

Cette description rappelle de très près celle de *Saga pedo* ; l'armure est, proportionnellement, aussi forte dans un cas que dans l'autre.

Chez d'autres Phasgonurides, l'armure est moins développée, mais existe tout de même. *Metrioptera albopunctata* Golze, *Homocoryphus nitidulus* Scop., les Ephippigères, etc., n'ont au fémur qu'une double crête limitant la face inférieure, mais le tibia porte, à sa face inférieure, deux rangées d'épines assez fortes qui, par leur direction relative et leur développement pourraient jouer un rôle préhensile. Les pattes antérieures de *Ph. viridissima* le pourraient tout spécialement, et leur ressemblance avec celles de *S. pedo* pourrait conduire à leur attribuer ce mode de fonctionnement. Tous ces Orthoptères, pourtant, capturent directement avec leurs mandibules. La proie saisie, on observe quelquefois un mouvement secondaire des pattes antérieures, surtout des tarses qui fonctionnent à la manière d'une main maintenant et ramenant l'aliment vers la bouche. Encore ce mouvement est-il intermittent et bref. En fait, une fois commencé le mouvement de mastication, la proie est graduellement engloutie, comme prise

dans un engrenage. J'ai vu ainsi disparaître de petits Criquets, tels que *Stenobothrus pulvinatus* Fisch-Waldh, engloutis par *Phasgonura viridissima* sans le moindre secours des tarses.

Les autres Phasgonurides se comportent d'une manière analogue. Au fond, ils se conduisent vis-à-vis d'un animal vivant comme vis-à-vis d'un tissu végétal ; ils l'attaquent directement avec les mandibules, et l'armure de leurs pattes demeure sans emploi ; seuls, les tarses interviennent incidemment (1).

3. Cicindèles, Carabes et Staphylins.

Un troisième groupe d'Insectes carnassiers capturant avec les mandibules renferme les Cicindèles, les Carabes et les Staphylins.

Parmi les Carabes, j'ai plus spécialement soumis à l'observation *Carabus hispanus*, *Carabus violaceus*, *Chlænius velutinus* Duft., *Steropus madidus* F. Tous se comportent exactement de la même manière vis-à-vis des proies vivantes. Mis en présence d'une Mouche, d'un Criquet, un Carabe se précipite sur lui et le poursuit en ouvrant les mandibules ; il l'atteint plus ou moins vite suivant le cas et le saisit en refermant sur lui ses mandibules. La manducation commence presque aussitôt, à moins que la proie ne se débatte. Quand elle échappe à l'étreinte, le Carabe recommence sa poursuite et appréhende de nouveau, toujours avec les mandibules. A aucun moment, et quelle que soit la violence avec laquelle se débatte la proie, les pattes n'interviennent, alors que, dans bien des circonstances, leur utilisation assurerait aisément la capture. Jamais je n'ai aperçu le moindre mouvement qui ressemble à l'ébauche d'un mouvement de préhension. Constamment, l'Insecte demeure campé sur ses six pattes et, solidement appuyé sur le sol, dépèce et dévore sa victime. Si les morceaux tombent, il les ramasse.

Quand un Carabe attaque une proie peu agile, tout se passe de la même manière. J'ai vu *Carabus violaceus* s'en prendre à

(1) Ces faits font planer quelques doutes sur le comportement attribué à *Saga pedo* par Berenguier.

un gros *Limax* ; le Gastéropode réagissait à peine sous les morsures et l'Insecte mordait à pleines mandibules, tirant fortement et détachant des morceaux de chair. Parfois les pattes auraient utilement aidé en fixant la masse ; elles n'intervenaient pourtant pas.

Les Staphylins, *Ocypus olens* Müll. par exemple, procèdent exactement de la même manière. Comme les Carabes, ils poursuivent leurs proies et les capturent avec les mandibules. Non seulement les pattes n'interviennent pas dans les conditions habituelles, mais pas davantage quand les circonstances sembleraient l'exiger. C'est ainsi qu'une Mouche, introduite dans un tube à élevage où se trouvait un *O. olens*, se glissant entre les pattes du Coléoptère, provoque une agitation désordonnée, sans déterminer rien qui ressemble à un réflexe de préhension.

De même font les Cicindèles, que P. Lesne a très exactement observées ; elles poursuivent les autres Insectes à la course et les percent de leurs mandibules (1).

Ainsi, entre une Mante, une *Saga* d'une part, un Carabe, un Staphylin, une Cicindèle d'autre part, l'opposition est complète. Elle l'est d'autant plus que les pièces buccales des unes et des autres sont disposées de manière très analogue. Les Mantes stationnent et semblent attendre, les Carabes poursuivent ; — les Mantes capturent avec les pattes antérieures et mordent secondairement ; les Carabes capturent avec leurs mandibules, sans faire usage de leurs pattes ; — les Mantes, enfin, ne ramassent jamais les fragments de proies ou les proies immobiles, les Carabes les ramassent au contraire, toujours avec les mandibules.

Serait-ce alors que la constitution morphologique des pattes de Carabes ou de Staphylins les rend impropre à capturer ? Assurément non ; pour quelques-uns d'entre eux, même, l'apparence est telle que certains auteurs les ont considérées comme des pattes préhensiles.

Les pattes d'*Ocypus olens* (fig. 61), notamment, possèdent des particularités diverses données comme caractéristiques de la patte préhensile : une *hanche* antérieure longue, à peine plus

(1) Pierre Lesne. La *Cicindela silvicola* sur les plateaux du Jura. *C. R. du Congrès des Sociétés savantes*, 1921.

courte que les fémurs, 1/5 au plus ; elles sont contiguës, très fortes à la base, coniques et inermes. Le *fémur* est large, comprimé latéralement ; ses faces interne et externe sont lisses, son bord inférieur légèrement rugueux. Les *tibias*, plus courts que les fémurs (1/4 au moins environ, sont armés, sur la ligne médiane de la face inférieure, de deux fortes épines (fig. 65), ainsi que sur le bord externe de cette face, sans compter les épines de l'apex. Les *tarses* sont terminés par deux fortes griffes.

En somme, les proportions relatives sont celles d'une patte

Fig. 64. — *Ocypus olens*. Vu en dessous.

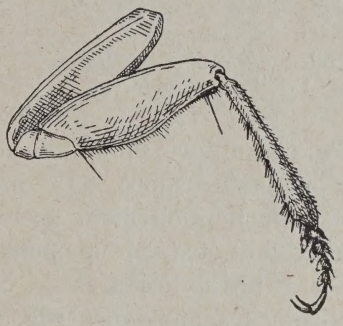


Fig. 65. — *Ocypus olens*. Patte antérieure, très grossie.

préhensile. De plus, la position relative de ces pattes, grâce à laquelle elles se meuvent dans un plan très voisin d'un plan vertical antéro-postérieur, ainsi que l'armure du tibia, en ferait un excellent instrument de capture. Si l'on ajoute que les Staphylins sont des Insectes particulièrement souples, on se rend compte combien ils se rapprochent du type préhensile pur et et avec quelle facilité, par suite, ils pourraient utiliser leurs pattes comme pattes ravisseuses

La disposition des pattes des Carabiques est très analogues. Les *hanches* antérieures de *Chlœnius velutinus*, par exemple (fig. 66), sont, il est vrai, franchement courtes, dépassant à peine la cavité articulaire. Par contre, les *fémurs* sont longs et larges, comprimés latéralement ; ils sont recouverts de petits poils courts et clairsemés ; leur face inférieure est creusée d'un sillon large, limité par deux arêtes tranchantes ;

chacune d'elle porte une ou deux épines fines — Les *tibias*, un peu plus courts que les fémurs et sensiblement plus étroits qu'eux, portent 4 épines régulièrement espacées sur la ligne médiane de la face inférieure, vers le tiers distal ; un peu en dehors de la ligne médiane, se trouve encore une forte épine ; sur le bord externe de cette face, une rangée de quelques spi-

Fig. 66. — *Chlœnius velutinus*. Profil d'ensemble.

Fig. 67. — *Steropus madidus*. Profil d'ensemble.

nules, et une forte épine interne à l'apex. L'ensemble constitue une puissante armure, telle que n'en possèdent pas toutes les pattes fonctionnellement préhensiles. La présence d'un sillon fémoral doit être spécialement noté.

Les pattes antérieures de *Steropus madidus* possèdent des particularités analogues (fig. 67). Leurs *hanches* sont aussi courtes que celles de *Chlœnius velutinus* ; mais leurs *fémurs* sont très épais ; la face inférieure de ceux-ci est creusée d'un sillon large et profond, limité par deux bords tranchants et épineux. Les *tibias* sont garnis de nombreuses épines ; leur face inférieure (fig. 68), creusée d'un sillon, en porte 4 sur la ligne médiane et 3 sur le bord externe ; de plus, un fort éperon, situé un peu au-dessus de l'échancrure apicale et un second tout à l'apex, en dedans, sont entièrement comparables à l'éperon qui termine certaines pattes fonctionnellement préhensiles. A noter aussi que l'armure des tibias moyens équivaut presque à l'armure des tibias antérieurs ; les pattes moyennes ne prennent pas part davantage, il va sans dire, à la capture des proies.

Fig. 68. — *Steropus madidus*. Patte antérieure, avec les détails de l'armure du tibia.

Carabus hispanus et *Carabus violaceus* ont tous deux, aux pattes antérieures une armure impressionnante. Les *hanches*

de *C. violaceus* sont courtes (fig. 69 et 70), comme celles de tous les Carabiques ; les *fémurs*, nettement épaissis, sont creusés d'une gouttière limitée par 2 bords tranchants, en dehors desquels s'implantent une série d'épines, obliques d'arrière en avant. Le bord supérieur porte une autre série d'épi-

Fig. 69. — *Carabus violaceus* Vu par la face supérieure.

Fig. 70. — *Carabus violaceus*. Patte antérieure, avec les détails de l'armure.

nes. Les *tibias*, légèrement incurvés, vont en s'élargissant du bout proximal au distal ; ils sont également creusés d'une gouttière limitée, en dedans et en dehors, par une rangée de solides et fortes épines ; il en existe une 3e rangée sur la face supérieure. Le bout distal est prolongé par deux forts éperons, obliquement implantés. Les *tarses* sont également épineux.

Fig. 71. — Un autre Carabique. Profil d'ensemble.

Cette étude des Arthropodes carnassiers qui saisissent leurs proies avec les mandibules ne demande pas à être prolongée. Telle quelle, elle apporte de précieux documents à la connaissance des phénomènes de convergence. Tandis que, d'une part, l'examen comparatif des formes préhensiles montre qu'elles ne correspondent pas constamment à un régime carnassier et ne servent pas toujours à capturer, — d'autre part, nous constatons que le fonction-

nement préhensile ne dépend nullement de la forme, et que le régime carnassier n'implique pas l'utilisation des pattes dans la capture.

La forme « préhensile » ne résulterait-elle pas, alors, que d'une généralisation arbitraire ? et ne lui accorderions-nous sa valeur et sa signification qu'en obéissant à l'illusion tenace que la forme a une importance de premier plan, qu'elle est en relation nécessaire avec une certaine manière de vivre ?

La même question, dans des termes identiques, se pose à propos de tous les faits de convergence morphologique. Elle appelle, dans chaque cas, une réponse identique fondée sur l'examen rigoureux des divers points. Il convient donc, avant tout, d'analyser quelques autres faits de convergence.

CHAPITRE IV

QUELQUES AUTRES CONVERGENCES MORPHOLOGIQUES

Les faits que met en évidence l'étude des appendices préhensiles n'auraient évidemment qu'une médiocre importance s'ils appartenaient exclusivement au cas particulier de ces appendices, s'ils n'avaient leurs équivalents dans d'autres cas de convergence morphologique.

En réalité ces faits sont généraux ; il suffit pour s'en convaincre d'examiner quelques-uns de ces cas.

I. Les Vertébrés pisciformes.

L'un de ceux qui frappe tout spécialement et semble le plus énigmatique est, à coup sûr, celui des Vertébrés pisciformes. Comment ne pas admettre une étroite relation entre la forme et le mode de vie, quand des animaux aussi foncièrement différents des Poissons que des Mammifères et des Reptiles, mais vivant dans les mêmes conditions, affectent une forme très analogue ? Depuis longtemps, cette analogie superficielle a imposé, presque sans discussion et sans doute aussi sans réflexion, l'idée d'une influence du milieu aquatique.

La question n'est peut-être pas aussi simple qu'il y paraît au premier abord. La solution actuellement adoptée repose sur le postulat que la forme des Poissons est adéquate à leur mode d'existence. C'est précisément le même postulat qui conduit à dire que la forme des pattes antérieures des Mantes et des Mantispes est strictement liée à la capture des proies vivantes. Pour ce qui est des Poissons, l'évidence semble plus aveu-

glante encore, s'il est possible. Pourtant, si nous analysons les faits, sommes-nous conduits à admettre le postulat sans restriction ?

Ce que l'on appelle la « forme poisson » correspond-elle à une forme bien déterminée et qui soit celle de tous les Poissons, c'est-à-dire de tous les Vertébrés qui, se ressemblant étroitement et essentiellement, vivent dans les mêmes conditions ? Evidemment la forme poisson correspond au type général très fréquent parmi ces Vertébrés. Ce type général est caractérisé par une forme en fuseau, effilée en arrière, par l'absence de cou, par des membres pairs disposées en palette et considérés comme des appendices propulseurs, par une membrane impaire mince et rigide sur la ligne médio-dorsale constituant une « nageoire » dorsale, par une autre membrane impaire médio-ventrale, située à la partie postérieure de l'abdomen, constituant une « nageoire anale », enfin par une queue étalée en nageoire dans le sens vertical. Le squelette des appendices latéraux comprend, en principe, trois parties courtes et ramassées, particulièrement courtes chez les Téléostéens, qui portent des « rayons » nombreux, longs et étalés. La brièveté de l'axe doit être tout spécialement notée.

La situation des appendices pairs postérieurs varie dans des proportions considérables et, avec eux, la situation du bassin. Les uns sont *abdominaux* (Salmonides, Cyprinides, etc.), c'est-à-dire qu'ils occupent la même situation relative que chez tous les Vertébrés ; les autres sont *thoraciques* (Percidés, etc.) ; ils sont donc très rapprochés des membres pairs antérieurs ; d'autres encore sont *jugulaires* (Gadidés, etc.), c'est-à-dire situés *en avant* des membres pairs pectoraux. Parfois enfin ces membres abdominaux manquent entièrement (Anguilles, Murènes, etc.), ou sont réduits à une épine (Gastérosteridœ).

Du point de vue des rapports de la forme avec les conditions éthologiques, ces différences de situation soulèvent une importante question : aboutissent-elles à un résultat fonctionnel équivalent, étant donnée la manière de vivre des Poissons ?

Au dire de Depéret [1] et d'autres auteurs, la réduction du bassin, caractéristique des Pythonomorphes, des Cétacés, des

[1] J. Depéret, *Les Transformations du monde animal*, Paris, 1910, p. 226.

Siréniens, permettrait une concentration de l'effort de propulsion sur les membres antérieurs et la queue. Si cette manière de voir est exacte, elle s'applique forcément aux Poissons, et les conséquences qui en découlent s'aperçoivent aussitôt : tous les Poissons ne sont pas également bien « adaptés » à la vie aquatique ; les espèces à nageoires postérieures abdominales ne pourraient porter leur plus grand effort en avant, les espèces à nageoires postérieures thoraciques l'y porteraient mieux, les espèces à nageoires postérieures jugulaires seraient alors les mieux « adaptées », puisque, non seulement leur effort porterait intégralement sur les membres antérieurs, mais encore ces membres seraient en nombre double. L' « adaptation » de ces espèces serait même meilleure que celle des apodes.

1. *Comparaison des Vertébrés pisciformes.*

Cela posé, la comparaison des autres Vertébrés pisciformes avec les Poissons peut être faite en connaissance de cause.

De toute évidence, la forme générale du corps d'un *Cétacé* frappe, dès l'abord, par sa ressemblance avec celle d'un assez grand nombre de Poissons : les contours en fuseau assez effilé en arrière, les membres antérieurs rémiformes analogues à des nageoires, l'extrémité caudale étalée en nageoire horizontale, la présence d'un bourrelet adipeux dorsal analogue à une nageoire dorsale, l'absence de cou et de membres postérieurs, sont autant de dispositions qui paraissent en étroite harmonie avec l'habitat et la manière de vivre des Cétacés. Surtout, l'absence de membres postérieurs rapprocherait ces Mammifères des Poissons les mieux « adaptés » à la vie aquatique. En outre, les narines sont reportées sur la face supérieure du crâne, leurs orifices regardant vers le haut, situation qui serait en relation avec la vie en haute mer.

Le fait de convergence morphologique est donc, en l'occurrence, aussi net que possible ; et comme cette convergence coïncide avec l'identité du genre de vie, la conclusion logique paraît hors de discussion. Suivant les espèces, on observe des différences qui sont, sans doute, du même ordre de grandeur que chez les Poissons. Il convient pourtant d'en indiquer quelques-unes.

Les dimensions relatives des membres antérieurs sont parfois très réduites ; à cet égard, les chiffres suivants sont tout à fait expressifs :

Globicephalus melas : longueur totale	6-7 m.
membre antérieur	1 m. 65
Cachalot : longueur totale	18-20 m.
membre antérieur	2 m. 50
Hyperoodon rostratus : longueur totale	10 m.
membre antérieur	0 m. 25
Ziphius cavirostris : longueur totale	7 m.
membre antérieur	0 m. 48

Au point de vue du squelette de ces membres, on constate également une remarquable convergence avec celui des nageoires de Poisson. L'axe du membre, formé par l'humérus et le segment cubito-radial, est court, trapu, tandis que le métacarpe et les phalanges sont souvent fort allongés, en dépit de la réduction fréquente du nombre des doigts par absence du pouce. Quant à l'allongement métacarpo-phalangien, il résulte surtout d'une hyperphalangie parfois considérable. Certains doigts des Cétodontes ont jusqu'à 13 phalanges ; c'est alors l'index qui en possède le plus. *Globicephalus melas,* par exemple, a 13 phalanges à l'index, 9 au médius, 3 au pouce, 2 à l'annulaire et 1 au petit doigt. Chez les Mysticètes, c'est le médius qui possède le plus de phalanges ; on en compte 7 au médius de *Balenoptera sibboldi,* 4 à l'index, 6 à l'annulaire et 5 au petit doigt ; le pouce fait défaut.

Ce sont là, d'ailleurs, des chiffres extrêmes. Chez bien des espèces, les phalanges sont en bien moins grand nombre. En fait, on observe les combinaisons les plus variées ; et cette diversité montre bien que la convergence s'effectue par des moyens différents.

Enfin, il faut signaler que toutes les articulations du squelette des membres sont très peu mobiles, ce qui les rapproche encore des palettes de Poissons.

Les *Siréniens*, qui à tant d'égards diffèrent des Cétacés, ont aussi un corps en forme de fuseau effilé en arrière et terminé par une queue étalée en nageoire horizontale ; leurs membres

antérieurs sont disposés en palettes mobiles constituées par un humérus et un segment cubito-radial également courts, et un segment métacarpo-phalangien sans hyperphalangie.

Ils ont, il est vrai, un cou distinct et leurs narines ne sont pas placées sur le vertex. Mais, à cela près, ils rappellent beaucoup les Cétacés ; ils mènent, d'ailleurs, la même vie qu'eux.

La forme du corps d'un *Pinnipède* rappelle aussi celle d'un Cétacé. Sans doute, le cou est très nettement formé et la forme de la tête n'a aucun rapport avec celle de la tête d'un Poisson ; néanmoins, le corps est longuement effilé en arrière, et les membres postérieurs, bien développés, dirigés d'avant en arrière, constituent une sorte de nageoire caudale ; de plus, les membres antérieurs sont disposés en palette rémiforme, comme ceux des Cétacés. L'aspect d'ensemble est certainement caractéristique.

Il résulte, d'ailleurs, de processus spéciaux. Contrairement à celle des Cétacés, la queue est courte, encadrée et longuement dépassée en arrière par les membres postérieurs. Ceux-ci sont fixés dans leur position, en conséquence de la forme du fémur dont la portion distale forme un coude très accentué avec le reste de l'os. Par contre, comme chez les Cétacés, la longueur relative du membre antérieur varie, elle est égale, chez les Phoques à 1/4 ou 1/5 de la longueur totale, — et presque à la moitié chez les Otaries.

La convergence, ainsi réalisée d'une toute autre manière que chez les Cétacés, n'en est pas moins indiscutable. Il convient d'ailleurs de dire que le mode d'existence des Pinnipèdes diffère un peu de celui des Cétacés. Phoques et Otaries sont des animaux de rivage, qui sortent de l'eau en se cramponnant au sol avec leurs membres antérieurs et séjournent, parfois assez longtemps, sur la terre ferme. Hors de l'eau, ils ne marchent pas ; ils se déplacent plutôt par bonds, que détermine, avec les membres antérieurs, la partie postérieure du corps. Dans l'eau, ils se déplacent avec rapidité ; mais il ne semble pas que les membres antérieurs aident effectivement à la progression ; la partie postérieure du corps et les membres postérieurs sont surtout des organes de propulsion, chez les Phoques tout au moins.

A ces Mammifères, indubitablement aquatiques, chez lesquels la forme semble caractéristique, il faut ajouter les Reptiles fossiles.

Parmi eux, les Ichtyosaures rappellent de très près, par leur aspect extérieur, les Cétacés du groupe des Dauphins : museau allongé, cou très réduit, membres antérieurs disposés en palettes. Les membres postérieurs, de même forme, sont très réduits; un repli cutané jouait le rôle de nageoire caudale, mais en position verticale, contrairement à celle des Cétacés.

Outre la forme extérieure, le squelette des membres antérieurs rappelle aussi celui des Cétacés. L'humérus et le segment cubito-radial forment un axe court, parfois très court et trapu, sur lequel s'articule, par l'intermédiaire du carpe, un segment métacarpo-phalangien caractérisé à la fois par son hyperdactylie et son hyperphalangie.

De même, les Plésiosaures se distinguent par la brièveté de leur axe huméro-cubito-radial, qui porte un segment métacarpo-phalangien sans hyperdactylie, mais avec hyperphalangie. Les Pythonomorphes sont également très analogues.

Cet ensemble de Vertébrés aquatiques constitue une série morphologique convergente des plus intéressantes. Elle porte sur des animaux qui diffèrent des Poissons, et diffèrent aussi les uns des autres, par les traits essentiels de leur structure anatomique et de leur fonctionnement physiologique; seule, une ressemblance superficielle les rapproche. L'appareil circulatoire et respiratoire des Vertébrés aériens suffit à marquer l'apposition avec les Poissons. L'oviparité, la structure du système nerveux, celle de l'appareil circulatoire, les phénomènes de thermogenèse distinguent les Reptiles des Mammifères. Et ceux-ci se distinguent les uns des autres par des caractères de denture, de régime alimentaire, de système nerveux, sur lequel il n'y a pas lieu d'insister ici.

Mais si superficielle soit-elle, cette ressemblance correspond à une analogie éthologique. Au sujet de tous ces Vertébrés se pose donc, exactement, le problème qui se pose au sujet des Arthropodes munis d'appendices préhensiles. Le parallélisme entre les deux ordres de faits se poursuit, d'ailleurs, dans les détails. Non seulement la convergence est superficielle, mais

elle ne porte que sur l'aspect général. Dès que l'on compare entre elles les parties semblables, on constate surtout des différences, qui marquent précisément l'absence de parenté proche entre ces divers animaux. Et c'est bien cela qui définit la convergence. La queue des Cétacés est étalée suivant un plan horizontal, celle des Ichtyosaures suivant un plan vertical ; la queue des Pinnipèdes est un appendice très court et les membres postérieurs font office de nageoire caudale. Le cou des Pinnipèdes est bien marqué, celui des Ichtyosaures est très court, les Cétacés n'en ont pas. De même, les membres postérieurs, presque entièrement absents chez les Cétacés et les Siréniens, sont peu développés chez les Ichtyosaures et le sont fort bien, au contraire, chez les Pinnipèdes. Quant aux membres antérieurs, on observe entre eux les plus grandes différences touchant leurs dimensions relatives. Proportionnellement développés chez les Pinnipèdes, ils le sont infiniment moins chez les Cétacés, Mysticètes et Cétodontes; chez quelques Cétacés même, les dimensions relatives sont très réduites, comme nous l'avons vu précédemment. De plus, le squelette de ce membre antérieur diffère sensiblement d'une espèce à l'autre ; j'ai indiqué, notamment, la diversité qui existe à cet égard parmi les Cétacés.

Cette diversité s'accroît si l'on envisage tous les Vertébrés pisciformes. Une disposition,entre autres, met en opposition frappante Cétacés et Siréniens ; les narines des premiers sont situées dans le voisinage immédiat du vertex et leurs orifices regardent presque directement en haut, tandis que celles des seconds sont normalement disposées.

Ainsi, du point de vue morphologique, la ressemblance est toute de surface. Pourtant, et c'est ce qui la rend surtout frappante, elle déborde la morphologie et va, du moins en ce qui concerne les Cétacés et nombre de Poissons, jusqu'à la manière de se déplacer ; elle est donc également fonctionnelle.

En dépit de la différence dans la position de la palette caudale, verticale chez les uns, horizontale chez les autres, la progression dans l'eau est essentiellement due aux mouvements de la colonne vertébrale et de la queue. Ce mode de propulsion, qui est celui des Poissons, se conçoit fort bien chez les Cétacés, dont les membres antérieurs sont souvent fort petits, relative-

ment au corps. Du reste, les observateurs ont directement constaté que les palettes de ces Mammifères demeurent étendues perpendiculairement à l'axe du corps. Ces mêmes observateurs admettent que ces palettes jouent ainsi un rôle de balancier. Mais on peut marquer quelque scepticisme au sujet de cette manière de voir ; elle provient, sans doute, de l'attitude des palettes pendant la nage ; or, une attitude n'implique pas un rôle : la brièveté de ces appendices est parfois telle que l'on n'aperçoit pas comment elles pourraient faire office de balancier.

Il est, à noter d'ailleurs, que les membres pairs des Poissons n'interviennent pas non plus d'une manière efficace dans la progression. Quand les Poissons nagent, ils ont très généralement les nageoires rabattues d'avant en arrière et collées au corps. La remarque en a été faite par tous les observateurs ; mais, ne pouvant admettre qu'un organe peut ne jouer aucun rôle utile, ils ont aussitôt pensé que ces appendices servent comme organe de direction et d'équilibre. En réalité, leur rôle est, au plus, accessoire. On le démontre aisément en passant autour du corps d'un Poisson un ou deux anneaux de caoutchouc ; on arrête ainsi le mouvement des nageoires, sans provoquer aucun traumatisme, ni sans gêner l'animal. Et l'on constate alors que rien n'est modifié dans son attitude et son allure ; il se déplace avec la même facilité et la même rapidité ; il va et vient, repart et s'arrête ; il peut même effectuer des bonds hors de l'eau : c'est ce que j'ai notamment obtenu avec une Perche, qui venait prendre de la nourriture placée à une courte distance au-dessus de la surface de l'eau.

La convergence fonctionnelle, si étroite entre Cétacés et Poissons, existe aussi entre ceux-ci et les Siréniens. Elle existe également avec les Pinnipèdes, du moins avec les Phoques. Lorsque ceux-ci nagent, ils ramènent, comme les Poissons, leurs membres antérieurs le long du corps, ces membres ne jouent donc aucun rôle ; on ne peut même pas, par hypothèse, leur attribuer celui de balancier. Suivant toute vraisemblance, les Otaries procèdent de même ; mais un doute existe à leur sujet, certains auteurs prétendant que les pattes de ces Pinnipèdes sont de véritable rames propulsives.

Il est possible ; mais les Otaries ne constitueraient à ce point de vue qu'une exception. Dans la généralité des cas, les appendices n'interviennent pas dans la nage, et l'on peut dire qu'à la convergence morphologique s'ajoute une convergence fonctionnelle.

Aussitôt apparaît une première conséquence, de la plus grande importance. Cette convergence fonctionnelle consiste partiellement en ceci que les appendices latéraux sont inactifs dans les déplacements des animaux : tout se passe comme s'ils étaient complètement inutiles. Pourtant, leur forme extérieure, la constitution de leur squelette, paraissent être celles d'une rame et d'une rame puissante ; grâce à la palmure des doigts réalisant une palette, ces membres pourraient prendre sur l'eau un large point d'appui ; leur axe court et trapu, donnant insertion à des muscles bien développés, forme un levier solide capable de donner à la rame une forte impulsion. Puisque, en fait, ces appendices ne fonctionnent pas ou fonctionnent peu, il faut bien en conclure que ni leur forme, ni leur constitution squelettique, ne correspondent à leur manière de vivre.

Tel est le résultat auquel aboutit l'examen morphologique, fait indépendamment et rapproché du mode de fonctionnement.

2. *Dispositions pisciformes en dehors de la vie aquatique.*

Il convient alors de faire le même examen pour la forme générale du corps, en recherchant si elle n'existe que chez des animaux nageurs.

Passant donc en revue les Vertébrés terrestres, on en rencontre évidemment fort peu qui puissent être comparés aux Vertébrés pisciformes ; on ne rencontre notamment aucun Mammifère. Mais il y a, pour cela, des raisons que nous comprendrons très bien, ultérieurement. Ces raisons n'existent pas pour les Reptiles. Parmi eux, nous trouvons les Seps, Scincoïdiens qui ont des membres courts coïncidant avec une forme allongée, comparable, toutes choses égales, à celle des Sauriens fossiles. S'en tenant à l'aspect extérieur, on ne peut pas refuser aux Seps l'aspect pisciforme que l'on accorde aux Plésiosaures et aux Pythonomorphes.

Or, les Seps ont une vie terrestre exclusive. Leurs pattes, très courtes, ne leur servent guère que dans la progression lente ; dès qu'ils accélèrent la marche, ils relèvent les pattes le long du corps et rampent à la manière des Serpents. Ni la réduction des pattes, ni leur attitude dans la progression rapide ne coïncident donc avec la vie dans l'eau et la nage.

Le mode de progression des Seps est très frappant. Du point de vue morphologique, on pourrait aisément supposer que ce mode de progression dépend, au moins en grande partie, de la réduction des membres, qui obligerait l'animal à utiliser la musculature de la paroi du corps, et tout spécialement celle de la région caudale, comme chez les Poissons et les Cétacés.

3. *Le fonctionnement indépendamment de la forme.*

Mais si, sans nous occuper de la forme, nous examinons la manière dont nagent les Vertébrés pourvus de pattes, nous constatons qu'un très grand nombre d'entre eux, en progression rapide, collent également leurs pattes au corps et utilisent la musculature de la partie postérieure du corps.

C'est le cas des Tritons, parmi les Batraciens ; leur attitude est tout à fait remarquable : les pattes ne prennent aucune part au déplacement et tout l'effort porte sur la queue. Si on raccourcit progressivement celle-ci, par une série d'amputations partielles, on constate, non seulement l'inutilité des pattes, mais aussi que l'animal n'en fait aucun usage. Le raccourcissement de la queue ne produit pas d'effet appréciable, tant qu'il n'atteint pas certaines limites, égales environ au tiers de la longueur. A partir de ce moment, l'animal se livre à de violentes contorsions du corps, il progresse un peu dans le sens horizontal, mais il ne peut que très difficilement progresser dans le sens vertical ; il n'atteint plus la surface de l'eau, si elle se trouve à 25 ou 30 centimètres de distance du fond. En dépit de ces difficultés, l'animal ne fait pas usage de ses pattes.

Celles-ci n'entrent en jeu qu'au moment où le Triton, se trouvant au voisinage de la paroi de l'aquarium, s'accroche à elle, comme s'il pouvait aborder. Toutes choses égales, le phénomène est comparable à celui des Carabes et des Staphylins

qui capturent des proies avec leurs mandibules, sans utiliser leurs pattes, alors même que leur intervention faciliterait la capture ou la contention.

Cette inaction des pattes est d'autant plus singulière chez les Tritons, que plusieurs d'entre eux ont des pattes palmées susceptibles, semble-t-il, de faire utilement office de rames.

Au surplus, les Tritons ne sont pas les seuls à nager de la sorte. Les Crocodiles, dont certains ont les pieds palmés, nagent aussi, et très rapidement, par des mouvements de leur colonne vertébrale.

Aucun de ces animaux n'a la forme en fuseau des Poissons ; ils se déplacent, pourtant, avec une très grande rapidité, et par des mouvements tout à fait comparables. La forme en fuseau et l'existence d'une nageoire caudale ne sont donc pas particulièrement importantes : nous nous trouvons, par suite, en présence d'une analogie fonctionnelle comparable à celle que nous venons de constater chez les Insectes carnassiers qui capturent avec leurs pattes dépourvues d'armure et de tout autre caractère préhensile.

Cette analogie fonctionnelle ne dérive pas plus de l'habitat ou du régime que n'en dérive l'analogie morphologique. C'est un mode de réaction de l'animal placé dans certaines conditions, mais que n'impliquent pas ces conditions. Bien des animaux terrestres placés dans l'eau se comportent immédiatement comme des nageurs éprouvés. Une expérience faite avec des Lézards, tels que *Lacerta ocellata*, *Tropido saurus algirus* ne laisse aucun doute à cet égard. Ces Lézards vivent normalement dans les lieux secs et chauds, et ne vont pas spontanément à l'eau. Dès qu'on les immerge, ils exécutent des mouvements ondulatoires de la partie postérieure du corps et de la queue, tandis qu'ils appliquent leurs pattes le long du corps.

Faut-il, de plus, rappeler que les Serpents nagent aussi bien que les meilleurs nageurs parmi les Poissons ? Ils n'ont cependant rien qui ressemble à une nageoire. Leur mode de déplacement se superpose rigoureusement à celui des Anguilles auxquelles les nageoires font également défaut. Sans doute, divers Serpents entrent habituellement dans l'eau ; mais il ne faut pas oublier que leur mode de progression terrestre est exactement le même. Dès lors, si l'on constate une ressem-

blance entre eux et les Poissons anguilliformes, on ne sait plus, du point de vue morphologique, si la convergence tient à la vie dans l'eau ou à la nécessité de ramper sur le sol. Ce simple doute permettrait presque de résoudre la question des rapports entre la manière de vivre et la forme.

Quoi qu'il en soit, le mouvement ondulatoire, et celui qui consiste à ramener les pattes contre le corps, ne saurait passer pour caractéristique des animaux vivant habituellement dans l'eau. C'est un mode de réaction spécifique du système nerveux de certains animaux placés dans des conditions données, que ces conditions répondent ou non à l'habitat ordinaire de ces animaux. Ce mode de réaction ne correspond pas nécessairement à une certaine manière de vivre ; il n'est pas non plus corrélatif de l'absence des pattes ou de la forme des appendices.

4. *L'éthologie indépendamment de la forme.*

La même conclusion s'impose quand, envisageant les Vertébrés aquatiques dans leur ensemble sans tenir compte de la forme, on s'aperçoit que divers Mammifères passent tout ou partie de leur vie dans l'eau, bien que leur forme extérieure soit celle de tous les Mammifères terrestres. Les Loutres (*Mustela lutreola*, *Lutra vulgaris*), les Rats d'eau (*Arvicola amphibius*), les Ours blancs, ont deux paires de pattes fort bien constituées, qui leur permettent de se déplacer aisément sur terre ferme. Ils vivent néanmoins dans l'eau une partie du temps ; c'est spécialement dans l'eau qu'ils trouvent les proies dont ils se nourrissent.

Du point de vue éthologique, ils ne diffèrent pas essentiellement des autres Mammifères aquatiques. Ils nagent avec rapidité et plongent fort bien : rien, pourtant, dans leur conformation extérieure, ne permet de soupçonner leur manière de vivre. A cet égard, l'Ours blanc, par exemple, ne se distingue guère des Ours à vie exclusivement terrestre ; les Rats d'eau ne diffèrent pas, non plus, des autres Muridés, quant à la forme générale du corps, bien entendu. Seules, les Loutres ont une particularité morphologique qui pourrait déceler une vie aquatique : leurs pieds sont pourvus d'une membrane inter-

digitale bien développée ; mais cette membrane ne joue aucun rôle pour la progression dans l'eau, car les Loutres ne nagent pas en frappant l'eau avec les pattes ; dès qu'elles s'immergent, leurs pattes, repliées sous le corps, deviennent inactives et ce sont des ondulations de la colonne vertébrale qui déterminent une progression rapide.

Les Ours blancs nagent de la même manière. En toute occurrence, entre leur éthologie et leur forme existe une opposition qui acquiert toute sa valeur si on les compare aux Pinnipèdes. Outre la manière de nager, qui est la même, les Ours et les Pinnipèdes ont exactement le même habitat, le même régime alimentaire, la même façon de vivre. Les uns et les autres passent dans l'eau une partie du temps, et l'autre partie sur terre. Or, l'observation la plus superficielle prouve que la conformation extérieure des Pinnipèdes s'accorde mal avec ce genre de vie. S'ils nagent bien et vite, dès qu'ils abordent la terre ferme, ils ne se hissent pas sans efforts et ne se déplacent pas sans quelques difficultés. Ils sont réduits à exécuter des bonds successifs, qui ne sauraient se prolonger longtemps ; l'Ours, au contraire, se meut dans l'eau aussi bien que les Phoques ou que les Otaries, et se déplace également sur terre sans la moindre peine.

L'opposition de ces deux groupes de Mammifères aquatiques montre donc clairement que la conformation pisciforme, caractéristique des Pinnipèdes, loin de répondre à une utilité quelconque, restreint, au contraire, l'activité de l'animal. L'absence des pattes postérieures, tout au moins leur incapacité fonctionnelle en dehors de l'eau, ne saurait passer pour un avantage : sa concordance avec la vie aquatique est tout illusoire.

D'ailleurs, à l'inverse de ces Mammifères, chez lesquels les membres postérieurs n'ont qu'un fonctionnement limité, quand ils ne font pas entièrement défaut, certains Poissons, tels que les Trigles, ont des nageoires pectorales partiellement disposées en appendices ambulatoires. On sait, en effet, que les 2 ou 3 premiers rayons de ces nageoires sont indépendants des autres et se meuvent comme de véritables pattes quand le Poisson repose au fond de l'eau. Les Trigles, pourtant, nagent sans peine et ce mode de déplacement pédestre ne correspond

visiblement pour eux à aucune nécessité. S'agirait-il d'explorer au ras du sol ? mais bien d'autres Poissons se déplacent en frôlant le fond, par de simples mouvements ondulatoires : pour s'en assurer, il suffit d'observer un Poisson-chat (*Ameiurus nebulosus*).

5. *Conformation pisciforme et convergence.*

La conformation pisciforme ne correspond donc pas mieux que la disposition préhensile à la conception morphologique de la convergence. L'absence des pattes postérieures ou leur disposition spéciale n'aide en aucune manière au déplacement et à la vie dans l'eau. Les Vertébrés aquatiques qui n'ont pas cette forme vivent, apparemment, dans les conditions les meilleures ; et quant à ceux qui ont la conformation pisciforme, quelques-uns sinon tous se trouvent, au contraire, dans des conditions évidemment moins favorables. Les Cétacés, même, ont un désavantage flagrant, car si, d'aventure, ils échouent sur le rivage, ils sont dans l'impossibilité presque absolue de regagner la mer.

II. Les Animaux volants.

La question de convergence se pose d'une manière un peu différente quand on examine les animaux volants. Tous ont une vie aérienne (1), et l'on ne peut vraiment supposer qu'il y ait une relation étroite de cause à effet entre l'existence d'ailes et le mode de vie : trop d'animaux vivent dans les mêmes conditions sans posséder d'organes du vol, pour que l'on puisse envisager la convergence de ce biais.

Mais précisément parce que leur éthologie n'explique nullement leur comportement et leur conformation anatomique, les animaux volants présentent un intérêt tout particulier ; ils permettent d'analyser plus à fond la coïncidence qui les rapproche et, par suite, d'apprécier la valeur des dispositions anatomiques.

(1) Le cas des Poissons volants ne peut guère être retenu.

1. *Les Oiseaux.*

Quand on pense aux animaux volants, l'aile des Oiseaux se présente aussitôt à l'esprit. Il importe d'en examiner tout d'abord les dispositions essentielles.

Cette aile correspond exactement au membre antérieur des Vertébrés terrestres ; toutes les parties de ce membre se retrouvent, parfaitement reconnaissables, tant pour la ceinture scapulaire que pour l'appendice lui-même (fig. 72).

La forme et les dimensions de l'*humérus* n'appellent aucune

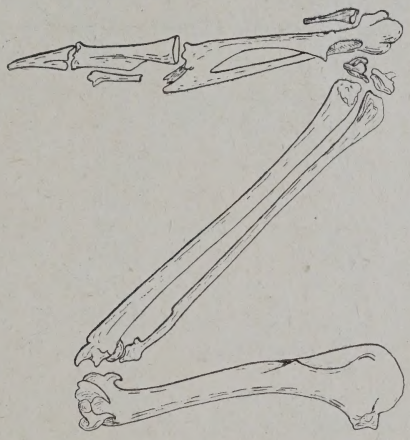


Fig. 72. — Squelette de l'aile d'un Oiseau.

remarque, de même que la forme du segment *cubito-radial.* Par contre, la longueur de ce segment dépasse très sensiblement celle de l'humérus, d'un quart ou d'un tiers, suivant les cas particuliers. De même, les os *métacarpiens*, réduits à deux, ont une longueur relative considérable, ainsi que les deux *phalanges* du doigt médian. Dans l'ensemble, et par rapport à celle du corps, l'appendice atteint, chez certaines espèces, une grande longueur. Mais il convient de dire que le membre antérieur ne diffère pas, à ce point de vue, du membre postérieur.

Quelques précisions s'imposent. La longueur de *l'humérus* varie suivant les espèces ; elle égale celle du tronc chez la plu-

part des Oiseaux de proie ; elle atteint à peine le bassin chez divers Palmipèdes et Gallinacés ; elle dépasse, par contre, les ischions chez plusieurs Echassiers, tel que la Cigogne, et plusieurs Palmipèdes, tel que l'Albatros. Enfin, l'humérus et parfois très court, comme celui du Pigeon et surtout celui du Martinet.

Le segment cubito-radial, toujours très long, a ceci de particulier que le *cubitus* et le *radius* sont très peu mobiles l'un sur

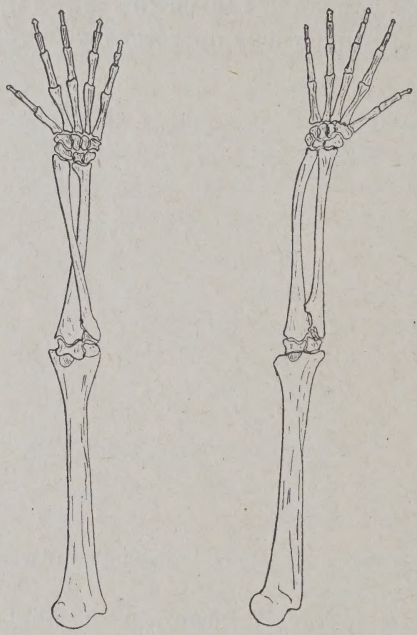


Fig. 73 — Squelette du membre antérieur de l'Homme : en pronation (à gauche), en supination (à droite) ; le radius tourne autour du cubitus.

l'autre, de sorte que les mouvements de pronation et de supination sont pratiquement nuls. Cette circonstance donne à l'aile une certaine rigidité passive pendant le vol. Retenus l'un à l'autre par des ligaments courts et résistants, le cubitus et le radius peuvent tout au plus glisser légèrement l'un sur l'autre dans le sens de la longueur. Les deux os sont assez écartés l'un de l'autre, de sorte que ce segment a une assez grande largeur. Le radius est sensiblement moins volumineux que le

cubitus, et c'est ce dernier qui prend la part la plus importante aux articulations avec l'humérus d'un côté, avec le carpe de l'autre (1).

L'articulation cubito-carpienne présente, elle aussi, une importante particularité : La flexion du carpe sur le radius s'effectue comme si le segment cubito-radial était toujours en pronation, de sorte que, quand l'avant-bras est plié sur le bras et la main sur l'avant-bras, les trois segments dessinent un Z (fig. 72). Chez l'Homme, quand l'avant-bras est fléchi sur le bras les deux os étant parallèles, la main se replie normalement en supination, comme si elle s'interposait entre le bras et l'avant-bras (fig. 73 et 74).

Pour ce qui est de la main elle-même, il suffit de men-

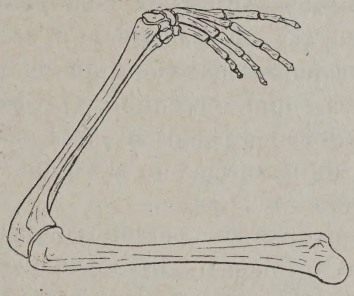


Fig. 74. — Squelette du membre antérieur de l'Homme, l'avant-bras fléchi sur le bras et la main fléchie sur l'avant-bras.

tionner des différences plus ou moins importantes dans sa longueur relative : elle est égale à deux fois la longueur de l'avant-bras chez le Martinet ; égale à l'avant-bras chez le Faucon, l'Oie, le Canard, etc., au 4/5 chez l'Autour, la Buse, la Chouette ; au 3/4 chez l'Aigle.

A ces particularités de l'appendice s'ajoutent celles de la *ceinture scapulaire*. Le *sternum* est un os volumineux et long, affectant la forme d'une large cuirasse rectangulaire, allongée d'avant en arrière et constituant la paroi inférieure de la cage

(1) La longueur relative de ce segment varie dans de grandes proportions : Hirondelle et Martinet, 2 fois l'humérus ; Pigeon 1/4 au plus ; Moineau, Cigogne, 1/5 au plus ; Aigle et divers Oiseaux de proie 1/6 au plus ; Gallinacés, Canards, égaux à l'humérus, de même que l'Albatros ; Casoar 1/2 plus court que l'humérus, Autruche 2/3 plus court, etc.

thoracique. La face inférieure, convexe, porte sur la ligne médiane une crête mince, plus ou moins haute, plus saillante en avant qu'en arrière, le *bréchet*. D'une espèce à l'autre, le sternum varie, tant par son étendue que par l'importance du bréchet. Celui-ci fait entièrement défaut chez les Ratites (dépourvus, en outre, de clavicule) et chez quelques Perroquets.

Sur le sternum s'insèrent les muscles pectoraux ; leur insertion peut s'étendre d'autant plus que la surface sternale est, elle-même, plus étendue. De fait, les masses musculaires les plus importantes se trouvent chez les Oiseaux qui ont un sternum large et un bréchet particulièrement haut. Les muscles pectoraux (grand, moyen et petit) s'insèrent d'autre part sur la tête de l'humérus. Ce dernier os reçoit également le grand dorsal, dont l'insertion fixe est sur l'omoplate, et le deltoïde, dont l'insertion fixe est sur l'omoplate et la clavicule. Il faut cependant signaler que les insertions musculaires ne s'étendent pas forcément au sternum tout entier ; c'est le cas, notamment, pour les Casoars dont les pectoraux, très petits, recouvrent à peine le huitième de la surface du sternum.

Ces dispositions diverses, caractéristiques de l'aile des Oiseaux, semblent étroitement liées à la possibilité de voler. Telles particularités du squelette paraissent tout spécialement « adaptées » à ce mode de fonctionnement. La solide union du cubitus et du radius, s'opposant à tout mouvement de pronation et de supination, oblige l'aile, par exemple, à demeurer horizontale et assure une prise d'appui constante sur l'air. D'autre part, si le membre, par lui-même, ne constitue pas une très large surface portante, celle-ci est considérablement augmentée par le nombre, les dimensions et la disposition des plumes. Les relations de la conformation à la manière de vivre ne saurait être plus exactes.

2. *Les Chéiroptères et la convergence aliforme.*

En conséquence, il importe d'examiner les dispositions correspondantes des Chéiroptères, Mammifères volants, et de voir de quelle manière s'établit la convergence.

Dès l'abord on constate qu'elle s'établit aux dépens de parties homologues, les unes disposées de manière comparable, les autres nettement différentes. C'est le membre antérieur, ceinture et appendice, dont la conformation est le plus directement en relation avec la possibilité de voler. L'*humérus* est long proportionnellement à la longueur du corps et n'offre aucune autre particularité. Le segment anti-brachial est, au contraire, remarquable ; il est presque exclusivement constitué par le *radius*, très volumineux et très long, au moins aussi volumineux que l'humérus et à peu près deux fois plus long que lui. Le *cubitus*, au contraire est très grêle. Son extrémité supérieure, soudée à la face interne du radius, fait corps avec ce dernier, à partir du tiers moyen du segment, le cubitus n'est qu'un tractus fibreux qui se fixe à l'épiphyse inférieure du radius. De cette disposition résulte l'absence totale des mouvements de pronation et de supination. En outre, l'articulation radio-carpienne joue de la même manière que l'articulation correspondante des Oiseaux, de sorte que les trois segments, bras, avant-bras et main, se replient en forme de Z. En définitive, pour ne point porter exactement sur des pièces homologues, les dispositions du membre antérieur des Chéiroptères sont tout à fait analogues à celles du membre antérieur des Oiseaux ; la convergence est remarquable.

Entrant dans les détails, on relève surtout des différences quand on compare la main de l'Oiseau à celle de la Chauve-Souris. Celle-ci possède, au complet, tous ses doigts ; seul, le pouce est très court ; les quatre autres doigts sont exceptionnellement longs. Leur longueur tient surtout aux dimensions des métacarpiens qui, chez certaines espèces du moins, sont presque aussi longs que le radius. Les phalanges sont également très longues ; chaque doigt en possède deux au moins. Tous les doigts, sauf le pouce, sont reliés entre eux par une large membrane cutanée, qui se détache de la partie latérale du tronc, de l'épaule à la naissance de la queue, et enveloppe le membre antérieur tout entier. Elle enveloppe aussi le membre inférieur et s'étend jusqu'à l'extrémité de la queue. En dépit de cette disposition, le membre postérieur ne présente aucune particularité qui paraisse être spécialement en rapport avec la possibilité de voler. Le pied est extérieur à la membrane.

Celle-ci est pratiquement nue et ne joue le rôle de surface portante qu'en fonction de son étendue, tandis que chez l'Oiseau la membrane interdigitale est insignifiante et ne sert de surface portante que par l'adjonction des plumes. Le même résultat est donc atteint, et une forme analogue réalisée, par des moyens tout différents.

Il en est de même pour la ceinture. La *clavicule* des Chauves-Souris est extrêmement longue ; de même, l'*omoplate* et le *sternum* ont une surface relative très grande. Le sternum est aussi long, un peu plus long même, que la cage thoracique, tandis que, chez le plus grand nombre des Mammifères, il est égal à la moitié de cette cage. Le sternum des Chéiroptères a la forme d'un T ; son extrémité supérieure, ou *manubrium*, forme une lame transversale sur laquelle s'attache, perpendiculairement, le corps de l'os. Manubrium et corps du sternum portent une crête médiane, qui va s'atténuant d'avant en arrière jusqu'à l'appendice xiphoïde et rappelle, dans une certaine mesure, le bréchet des Oiseaux.

Des muscles puissants s'insèrent sur le sternum et la ceinture scapulaire. Outre le grand dorsal, qui est le muscle fléchisseur par excellence, il convient de signaler le grand pectoral. Il est, chez les Chauves-Souris, quatre fois plus développé que chez les autres Mammifères ; ses insertions occupent la surface presque entière du sternum, tout le long de la crête, depuis le manubrium jusqu'à l'appendice xiphoïde ; tout un faisceau de fibres s'insère bien plus en arrière, en dehors de l'os, sur la gaine du grand droit. C'est donc un muscle d'un volume considérable et qui joue, dans le vol, le rôle le plus actif.

Pour mettre en complet relief la convergence, il faut signaler que le muscle trapèze envoie, du côté de la membrane alaire, un faisceau analogue au muscle tenseur de l'aile des Oiseaux et qui joue le même rôle que lui. Nous verrons qu'un muscle semblable, qui n'est pas le trapèze, existe chez *Pteromys*, et un autre chez le Galéopithèque.

3. *Convergence aliforme des Vertébrés et fonctionnement.*

La comparaison ainsi établie entre l'aile des Oiseaux et la membrane des Chauves-Souris montre que les ressemblances

et les différences se confondent, finalement, dans un aspect très analogue et aboutissent à un résultat fonctionnel comparable.

Mais aboutissent-elles constamment à ce résultat? et ces dispositions morphologiques convergentes impliquent-elles la possibilité de voler. Pour répondre à la question ainsi posée, il suffit de jeter un regard d'ensemble sur les Oiseaux. Non seulement tous ne volent pas de la même manière, mais certains d'entre eux volent à peine, leurs ailes jouant plutôt le rôle de parachute, de surface portante presque passive, que d'organe moteur servant en même temps de surface portante. Chez nombre de Gallinacés, les ailes sont courtes; les masses musculaires, de moyenne importance, s'insèrent sur un sternum relativement peu développé et sont impuissants à soulever un corps, comparativement plus lourd, souvent, que celui d'Oiseaux conformés de manière analogue. — Tous les Ratites ont également des ailes brèves, un sternum presque plan, donnant attache à des masses musculaires, parfois si réduites qu'elles n'occupent qu'une minime partie de la surface d'insertion possible.

Quelle que soit l'hypothèse que l'on fasse, régression ou progression, on ne peut donc dire qu'il y ait une relation nécessaire entre l'existence d'ailes et la possibilité de voler. La disposition des parties du squelette restant la même, et sans que l'on puisse faire entrer en ligne de compte des différences dans la longueur relative des segments jouant le rôle de bras de levier, tels Oiseaux volent et tels autres ne volent pas. Cette constatation seule empêche d'affirmer que les ailes soient faites « pour » voler.

Dire, avec Ch. Darwin [1], que l'Autruche a de plus en plus fait usage de ses pattes et de moins en moins de ses ailes à mesure qu'augmentait le poids de son corps au cours des générations successives, n'est nullement expliquer le phénomène qui rend le vol impossible — ou très difficile — en dépit de l'existence des ailes. Nous constatons la présence de parties homologues, et nous constatons aussi que, si leur conformation demeure comparable d'une espèce à l'autre, il n'y a pas entre elles un développement corrélatif qui les rende fonctionnelles et per-

[1] Ch. Darwin, *Origine des espèces*, trad. Barbier, p. 147.

mette à l'animal de se détacher du sol et de voler. En fait, la possibilité de voler dépend avant tout de la puissance musculaire. La forme du sternum serait-elle alors en jeu ? Evidemment, l'étendue de la surface d'insertion facilite l'accroissement des fibres musculaires et, par suite, la force motrice ; mais il ne s'ensuit pas une relation étroite et nécessaire entre la forme de l'os et l'importance des muscles. Nous avons vu, en effet, d'une part qu'une partie des muscles pectoraux de la Chauve-Souris s'insère, en dehors du sternum, sur la gaîne du grand droit, d'autre part que les muscles pectoraux des Ratites n'occupent qu'une partie restreinte de la surface sternale.

L'évidence s'impose donc qu'une disposition morphologique capable de jouer le rôle de surface portante, même tout à fait comparable à une aile, n'implique nullement la possibilité de voler, c'est-à-dire l'existence d'une musculature suffisante. Le cas des Oiseaux terrestres trouve son correspondant chez les Mammifères. Comparés aux Chauves-Souris, les Galéopithèques ont une conformation extérieure très semblable ; ils possèdent même un muscle tenseur de leur membrane alaire : celle-ci pourtant se borne à faire office de parachute.

Les Galéopithèques conduisent aux *Pteromys*, également comparables du point de vue morphologique. Et l'on peut alors, par analogie, placer à côté les Dragons volants, ces Sauriens dont la peau des flancs s'étend latéralement en une membrane soutenue par les 6 premières fausses côtes. Sans doute, cette membrane n'englobe pas les appendices ; mais elle sert de surface portante permettant à l'animal de se soutenir en vol plané sur une distance de 7 à 10 mètres.

On peut aussi mentionner les Batraciens du groupe des Rhacophores : leurs doigts et leurs orteils, considérablement longs par rapport au reste des appendices, sont reliés par une palmure qui fonctionne comme surface portante.

4. *Les ailes des Insectes et le vol.*

Cette absence de rapport nécessaire entre l'existence d'ailes et la possibilité de voler ressort mieux encore lorsqu'on examine l'ensemble des Insectes. Chez eux, on trouve tous les passages

entre le vol puissant et l'absence de vol ; on aperçoit aussi que ni l'un ni l'autre cas ne sont liés à l'étendue des ailes ou à leur nombre.

Tout d'abord, il convient de mettre en relief, en ce qui les concerne, le fait de la convergence. Entre Oiseaux et Mammifères, elle résulte de dispositions intéressant des parties homologues ; mais les ailes des Insectes n'ont rien de commun avec celles des Vertébrés ; ce ne sont même pas des dérivés de membres servant à la marche ; aucune homologie n'existe entre ces appendices, de sorte que la présence d'une surface portante susceptible de devenir organe du vol ne peut être qu'une convergence.

Ce n'est aussi qu'une convergence morphologique, car ces expansions thoraciques, quels que soient leur nombre et leur forme, ne sont pas forcément des ailes, au sens fonctionnel du mot.

Constatons, en outre, que le nombre de ces expansions est de deux ou de quatre suivant les espèces. Les Diptères n'ont que deux ailes, de même que les Coléoptères ; les Lépidoptères, les Hyménoptères, les Névroptères, etc., en ont quatre.

Comparées à la masse du corps, on aperçoit, d'une espèce de Diptères à l'autre, des différences souvent considérables quant à la longueur des ailes. Parfois ces ailes sont très longues, parfois très courtes, et pourtant la possibilité de voler reste comparable dans tous les cas. On en vient à penser qu'il n'y a pas un rapport nécessaire entre l'étendue de la surface portante et le vol. De fait, on peut rogner l'extrémité des ailes dans certaines limites, sans supprimer la possibilité de voler et même sans modifier sensiblement l'allure de l'Insecte. Il vole sans difficulté apparente et se dirige de la même manière. Je m'en suis assuré en refaisant, à plusieurs reprises, les expériences déjà anciennes de J.-B. Pettigrew [1], de Maurice Girard, de Jousset de Bellesme. La suppression peut porter sur le tiers de la surface de l'aile chez certaines espèces. On en tire aussitôt cette conclusion que si l'envolée ne dépend pas étroitement de

[1] J.-B. Pettigrew. *a*) On the mechanical appliances by wich flight is attained in the animal Kingdom (*Trans. linn. Soc.* 1868). *b*) On the physiology of wings (*Trans. roy. Soc. Edinburg*, 1871).

l'étendue de l'aile, elle ne dépend pas davantage de sa forme.

Les Hyménoptères, munis de quatre ailes membraneuses, permettent de faire des constatations analogues. Une expérience très simple montre que, chez un grand nombre d'entre eux, la suppression des ailes postérieures ne modifie pas le vol. Kunckel d'Herculais l'a montré pour ce qui est des Bourdons. En refaisant l'expérience, j'ai obtenu le même résultat ; je me suis aperçu, en outre, que l'on peut rogner les ailes antérieures sans empêcher l'Hyménoptère de voler.

Refaite avec des Lépidoptères, la même expérience permet de se rendre mieux compte des conditions véritables du vol. La simple comparaison de diverses espèces ne laisse aucun doute sur l'absence de rapports entre la dimension des ailes d'une part, le volume et le poids du corps, d'autre part. Le *Macroglossa stellatarum* L., par exemple, a des ailes relativement courtes, de surface réduite, fixées sur un corps volumineux, tandis que les *Papilios*, les Piérides, les Satyrides ont une très grande surface alaire et un corps plutôt grêle. Ces différences n'ont donc aucune valeur au point de vue qui nous occupe ; tout l'intérêt porte sur la vigueur des battements et leur rapidité. A cet égard, *M. stellatarum* tient la première place. Ce Sphinx a un vol soutenu et puissant, ses ailes battent avec rapidité ; or, si je sectionne à leur base les ailes postérieures, la possibilité de voler reste sensiblement la même, l'allure ne paraît pas modifiée. Pourtant, l'ablation des ailes postérieures diminue la surface portante d'une quantité très appréciable. Par contre, si je fais subir la même opération à *Leucophasia sinapis*, je supprime presque entièrement la possibilité de voler ; l'Insecte vole bas et se soutient à peine ; il tombe sur le sol et ne repart pas spontanément. Normalement, ce Papillon a un vol mou et des battements lents.

Ces deux résultats opposés ne signifient pas qu'il y ait une relation nécessaire entre l'étendue de la surface portante d'une part, la puissance et la rapidité des contractions musculaires d'autre part. Chez divers Satyrides, la surface portante relative ne diffère pas sensiblement de celle de *L. sinapis* L. ; néanmoins, l'ablation des ailes postérieures ne modifie pas la puissance du vol de façon apparente. Chez un autre Satyride, *Epinephele jurtina L.*, comparable à *L. sinapis* comme dimension des ailes et

poids du corps, l'ablation des ailes postérieures produit un effet très net : l'animal s'envole, se maintenant à une hauteur de 50 centimètres environ ; lancé en hauteur, il redescend rapidement jusqu'à ce niveau et paraît incapable de monter ; mais son vol dure et il peut prendre le départ spontanément.

Chez les divers Odonates, l'expérimentation met en évidence des faits du même ordre : la suppression des ailes postérieures ne modifie pas sensiblement la possibilité de voler de *Diplax sanguinea* O. F. Müller, tandis qu'elle la supprime, ou la réduit considérablement, chez les petites Agrionides. Or, entre les deux, la différence ne porte pas sur la valeur relative des surfaces portantes, mais sur la puissance du vol.

Celle-ci tient, naturellement, aux masses musculaires et à leur capacité de contraction. La rapidité des mouvements peut compenser la diminution de la surface portante ; et cette rapidité elle-même tient moins au nombre des fibres qu'à leur structure histologique. L'animal volera donc très bien, bien, passablement, mal, ou ne volera pas, plus en fonction de ses muscles qu'en fonction de ses ailes. La nature des masses musculaires, leur importance, ne dépendent en aucune mesure des dispositions morphologiques, ni d'une manière de vivre quelconque.

Bien mieux, la réduction des masses musculaires ou la lenteur de leur contraction conduit à leur complète impuissance, si bien que divers Insectes possèdent des ailes parfaitement développées mais incapables de fonctionner. Tel est le cas de divers Carabiques, de plusieurs Hydrocorises (*Naucoris cimicoïdes*, *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis*) et de Diptères étudiés par Mercier [1], auxquels manquent les muscles du vol.

Avec les Coléoptères, la question se présente d'un autre biais. Ce qui correspond, chez eux, aux ailes antérieures des Hyménoptères, Lépidoptères, Odonates, etc., est une membrane épaisse, fortement chitinisée, *les élytres*, incapable de jouer le rôle d'organe moteur. Ce rôle est dévolu aux ailes postérieures, cachées sous les élytres quand l'Insecte est au repos. Ces élytres interviennent-elles dans le vol ? ont-elles une utilité

[1] L. Mercier. Variation dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta*. Perte de la faculté du vol. *C. R. Acad. Sci.*, t. LCXXI, 1920.

quelconque? Les naturalistes leur attribuent à la fois le rôle de surface portante pendant le vol et de celui de gaîne protectrice pendant le repos. Le second point nous intéresse peu en ce moment (1). Sur le premier, diverses constatations permettent de refuser tout rôle aux élytres. Diverses espèces, telles que les Cétoines, tiennent leurs élytres fermées pendant le vol ; d'autres les placent de telle manière que leur plan devient vertical (Silphes, Staphylins). D'autres espèces (Longicornes) les soulèvent pendant le vol ou les laissent horizontales ; elles constituent alors un plan oblique qui pourrait faire office de surface portante. Mais si on supprime ces élytres par désarticulation, l'animal s'envole néanmoins, sans la moindre difficulté. J'ai constaté le fait sur plusieurs individus de *Leptura cordigera* et de *L. fulva*.

Les élytres n'en sont pas moins des organes en forme d'ailes, très souvent mobiles et mues par des muscles ; elles n'ont pourtant avec le vol aucune relation. N'oublions pas, d'ailleurs, que chez diverses espèces, des Carabiques notamment, ces élytres sont soudées.

Ainsi la convergence qui réunit les Oiseaux, les Mammifères volants et les Insectes se réduit à n'être qu'une convergence morphologique. De même que pour les appendices préhensiles et l'aspect pisciforme, cette convergence n'est liée ni à une certaine manière de vivre, ni à un certain fonctionnement. Réaumur l'avait parfaitement compris quand il exprimait nettement le doute que les ailes soient faites pour voler (2).

III. Plantes en capitules, plantes en ombelles et plantes immergées.

Si l'analyse à laquelle nous venons de procéder laissait quelque incertitude sur la nature des relations entre une disposition

(1) Au sujet de ce prétendu rôle « protecteur » des élytres, il suffit de dire que certains Coléoptères ont des élytres très brèves et que, pourtant, la face supérieure de l'abdomen ne diffère pas, chez eux, de celle des autres insectes. Quant aux ailes postérieures, en quoi ont-elles besoin, chez les Coléoptères, d'une « protection » qui leur fait défaut ailleurs ?

(2) Réaumur. T. I, p. 25. Les conclusions auxquelles nous parvenons permettent de penser que l'absence des ailes ou l'incapacité de voler des Insectes parasites n'a probablement pas de rapport nécessaire avec le parasitisme.

morphologique et les conditions d'existence, l'exemple des *plantes en capitules* ou *en ombelles* suffit à les lever.

Nulle convergence n'est plus nette et plus évidente que celle des fleurs en capitules : des fleurs sessiles, serrées les unes contre les autres, s'attachant sur un réceptacle commun. Cette disposition caractérise les Composées qui, d'autre part, se ressemblent entre elles par l'ensemble de leur organisation. Mais elle caractérise aussi bien des plantes qui diffèrent essentiellement entre elles ainsi que des Composées. On peut citer des Ombellifères (*Eryngium*), des Campanulacées (*Phyteuma*, *Jasione*), des Plombaginées (*Armeria*), les Dipsacées, les Globulaires, etc. Pour toutes ces plantes, l'inflorescence est rigoureusement comparable.

Or, ces plantes ont-elles en commun d'autres caractères que cette apparence extérieure? connaît-on, pour elles, la moindre condition d'existence qui exige cette disposition des fleurs?

Elles n'ont, à ce point de vue, rien de commun. A ne considérer que les Composées, on constate, pour elles, la diversité la plus grande quant à leur habitat. Qu'elles poussent dans des terrains secs ou humides, dans des bas-fonds ou en altitude, dans les pays chauds, froids ou tempérés, sur des terrains calcaires, siliceux ou autres, partout et en toute occasion la forme en capitule persiste et ne correspond à aucun habitat déterminé. Si l'on passe en revue de la même manière les autres plantes en capitule, ont est conduit à la même constatation. Et, de fait, ce mode d'inflorescence se rencontre en toutes conditions et dans les habitats les plus variés.

Quelle que soit, d'ailleurs, la disposition morphologique que nous examinions chez les végétaux, nous aboutirons forcément aux mêmes conclusions, pourvu que nous procédions, dans tous les cas, à une analyse rigoureuse.

Nous pourrions nous arrêter encore sur les fleurs en ombelles, et nous trouverions, outre les Ombellifères, une série de plantes caractérisées par ce mode d'inflorescence.

De même pour les plantes aquatiques dont les feuilles immergées passent pour être particulièrement découpées, comme si cette disposition facilitait la vie dans l'eau. Or, un groupement effectué relativement à la forme, sans préoccupation d'habitat,

conduirait rapidement à réunir des plantes à feuillage découpé vivant dans des conditions très différentes. A côté des aquatiques, on trouverait des plantes terrestres. Le simple rapprochement d'*Anethum graveolens* et de *Ranonculus aquatilis* suffit à exprimer le phénomène. Inversement, si nous groupions des plantes en tenant uniquement compte de leur habitat aquatique, nous ne tarderions pas à mettre côte à côte des espèces à feuilles découpées et d'autres à feuilles entières.

Revenant aux animaux, nous pourrions également rechercher si la forme spéciale qui caractérise certains animaux arboricoles correspond nécessairement à ce genre de vie. Rapidement, nous constaterions les formes les plus diverses, dont *aucune* n'affecte de rapport nécessaire avec la vie dans les arbres. Une fois encore nous arriverions à conclure que la forme n'implique pas un mode d'existence.

Bien d'autres faits pourraient être examinés de la même manière et nous mèneraient au même résultat. C'est dire que nous serions amenés à d'inutiles redites.

Dès lors, nous ne nous demanderons plus si la notion de convergence morphologique résulte d'une généralisation arbitraire. Tous les faits jusqu'ici examinés autorisent cette conclusion. Néanmoins, avant d'y souscrire sans réserve, quelques points demandent à être étudiés avec soin.

CHAPITRE V

CORRÉLATION ET ADAPTATION MORPHOLOGIQUES.

I. Les Corrélations.

Envisagées dans leur ensemble, les descriptions et comparaisons qui précèdent conduisent à une constatation très précise : l'absence de rapport nécessaire entre une conformation déterminée d'une part, un mode de fonctionnement, un régime alimentaire, une manière de vivre d'autre part. Des carnassiers capturent avec des pattes dénuées de dispositions spéciales, d'autres n'utilisent pas des pattes pourtant armées, tandis que des phytophages possèdent des appendices préhensiles ; la conformation des Vertébrés aquatiques ne diffère pas toujours de celle des Vertébrés terrestres ; de ceux-ci, par contre, certains sont privés d'appendices locomoteurs ou n'utilisent pas ceux qu'ils possèdent ; des animaux pourvus d'organes aliformes ou d'ailes proprement dites ne volent pas, etc.

Toutes ces constatations, on ne peut le nier, s'opposent absolument à la conception des corrélations morphologiques développée par Cuvier et que d'aucuns tentent de faire revivre, voyant en elle une méthode de rechercher, la seule capable de donner « une idée complète d'un être et de le comprendre » (1).

Sans doute, l'idée des corrélations morphologiques résulte de l'étude de divers Vertébrés. Nous venons précisément d'en passer quelques-uns en revue et d'étudier, en outre, un certain

(1) L. Vialleton. *Morphologie générale. Membres et ceintures des Vertébrés étrapodes. Critique morphologique du transformisme.* Paris, Doin, 1924, p. 612.

nombre d'Invertébrés. Nous n'avons aucune raison de penser que ceux-ci, diffèrent, à cet égard, de ceux-là ; ce qui vaut pour les uns, vaut également pour les autres. Or, l'examen attentif des prétendues corrélations morphologiques montre aisément qu'elles n'ont pas un fondement très solide ; elles dérivent de l'interprétation arbitraire de quelques faits isolés, abusivement généralisés et systématisés. Etroite dans son principe, une telle conception mène fatalement à de graves erreurs sur la signification des organismes ou de leurs parties. Très souvent, les interprétations sont prises pour des faits. Les corrélations admises par définition, telle disposition anatomique, qui ne renferme en soi aucune signification, devient, sans autre preuve, la condition d'une autre. C'est ainsi que les ceintures répondraient à une double condition : constituer une charpente de soutien indispensable aux extrémités de la cavité viscérale ; fournir un appui pour les membres et une surface d'insertion aux muscles (1). Or, il s'agit de simples faits ; les transformer en condition c'est exprimer une hypothèse entièrement gratuite, c'est interpréter sans raison et sans droit.

Le procédé, d'ailleurs, intervient d'une manière constante, et telle que l'erreur d'où il dérive ressort avec un grand relief. L'existence de deux paires de pattes chez un grand nombre de Vertébrés terrestres, par exemple, est un fait d'observation courante ; pour la transformer en « condition », il suffit de dire que cette disposition « intervient puissamment dans leur morphologie (des Vertébrés) en contraignant chaque paire à être complémentaire de l'autre » (2). Ce sont affirmations issues d'une idée préconçue, sans aucun point d'appui. Si loin qu'elle soit poussée, l'analyse morphologique n'autorise jamais de pareilles conclusions.

Mais on ne doit pas s'étonner de les rencontrer chez tous ceux qui accordent, sans autre examen, une valeur considérable aux corrélations de Cuvier. Pourtant, les exemples fournis par Cuvier lui-même ne résistent pas à l'analyse. La correspondance supposée entre les sabots, l'estomac multiple, les molaires à couronne plate et le régime herbivore ne tient compte que

(1) Vialleton, *op. cit.* p. 529.
(2) Vialleton, *op. cit.* p. 517.

d'une seule catégorie d'animaux, de celle-là seule où cette coïncidence existe, les Ruminants. Elle néglige tous les animaux qui ont des sabots sans estomac multiple, comme les Equidés ; des sabots sans estomac multiple et sans dents à couronne plate comme les Porcins qui sont, en outre, omnivores ; elle néglige ceux qui, comme les Rongeurs, sont herbivores avec un estomac simple, des pattes pourvues de griffe et dont les molaires n'ont pas une couronne absolument plate. Comment soutenir que l'organisation morphologique a précisément pour *but* de rendre ce régime possible ? L'erreur de méthode est ici tout à fait frappante.

1. *Conformation préhensile et Corrélation.*

Le cas des appendices préhensiles chez les Arthropodes correspond trait pour trait à celui des Mammifères herbivores ; rien ne permet de conclure de la forme des pattes au régime alimentaire, ni de celui-ci à celle-là. Des pattes préhensiles existent aussi bien chez des animaux phytophages, que des pattes sans forme spéciale chez des animaux capturant des proies vivantes.

La correspondance se poursuit dans le détail. De même que l'on ne saurait trouver une constitution morphologique d'ensemble qui soit celle d'un herbivore, de même on ne peut trouver une constitution morphologique qui soit celle d'un Arthropode carnassier.

Comment comprendrions-nous pareille constitution ? Serait-ce celle des Mantes ou des Mantispes ? Dès lors, le prothorax allongé, la tête mobile, la hanche démesurée, les fémurs larges et fortement armés, un tibia également armé représenteront-ils le « type préhensile » ? Serait-ce, au contraire, celle des Réduvides dont la forme générale du corps et les dispositions morphologiques des pattes ne présentent rien de spécial qui puisse les faire reconnaître comme préhensile ? D'un côté, un aspect impressionnant et qui semble expressif ; de l'autre, un aspect banal, faisant avec le premier un étonnant contraste ?

A lui seul, le contraste de deux formes, correspondant toutes deux à la même manière de vivre, pour des animaux, en

somme assez voisins, permet de dénier toute valeur aux prétendues corrélations morphologiques. Même, il n'est guère plus besoin d'ajouter que chacune de ces formes correspond aux manières de vivre les plus différentes et qu'on ne peut, en conséquence, conclure d'une forme à un comportement ou d'un comportement à une forme.

Ce qui ajoute à cette conclusion, et la renforce, c'est que chacune des parties qui font le « type préhensile » peut indifféremment manquer ou exister, et exister seule. La hanche longue est parfois donnée comme caractéristique ; elle aurait pour effet d'allonger l'appendice, de le projeter aussi loin que possible. Or, la hanche longue existe isolément chez des Insectes, tels que les Blattes, dont les pattes, purement locomotrices, n'ont aucune autre disposition préhensile. Elle caractérise aussi les pattes antérieures des Papillons du groupe des Satyrides où elle ne peut avoir aucune signification fonctionnelle : ces pattes en effet, sont extrêmement courtes, entièrement inactives ; l'animal ne les utilise même pas quand il se pose ; leur mobilité est, d'ailleurs, presque nulle.

Inversement, nombre d'Insectes carnassiers, à pattes fonctionnellement préhensiles, ont une hanche courte.

De même, l'armure du fémur existe ou manque, indépendamment de toute autre disposition et du mode de fonctionnement (1) ; de même, la forme et l'armure du tibia ou sa terminaison par un ongle (2). De même encore, le thorax long donnant insertion aux pattes antérieures par son extrémité prédistale chez les Mantes, distale chez les Mantispes. Une disposition tout à fait comparable existe chez divers Phasmes essentiellement phytophages, dont aucun appendice n'est préhensile, ni par la forme ni par le mode de fonctionnement. Inversement, la patte ravisseuse des Squilles s'insère à la partie la plus reculée du bouclier céphalo-thoracique, disposition qui supprime l'avantage que pourrait procurer la longueur du segment correspondant à la hanche.

Il n'est pas jusqu'aux épines, aux dents les plus diverses, qui existent sur n'importe quel appendice, sur n'importe quelle

(1) Elle manque, notamment, chez la Squille.

(2) Le tibia des Mantispes, entre autre, en est dépourvu ; le tarse en tient lieu chez divers Hémiptères.

partie du corps, sans liaison d'aucune sorte avec un régime carnassier ou la capture des proies vivantes.

En somme, de ces dispositions, aucune ne caractérise la patte, et moins encore la constitution préhensile ; on n'aperçoit, nulle part rien qui ressemble à cette « harmonie fonctionnelle » qui serait la raison et le but des corrélations morphologiques. Les dimensions des parties ne se compensent pas ; aucune d'elle ne s'allonge ou ne se raccourcit « pour » servir de bras de levier à l'autre. Quand la hanche est courte, le fémur n'est pas proportionnellement plus long ; quand le fémur est grêle, sa gracilité ne détermine pas le développement d'un autre segment ; la brièveté du prothorax n'est pas contrebalancée par l'allongement de l'un quelconque des articles des pattes ; parfois même, comme chez *Naucoris cimicoïdes*, à un prothorax extrêmement court correspondent des pattes antérieures tout particulièrement brèves ; le fonctionnement ne s'en trouve guère facilité.

2. *Conformation pisciforme et Corrélation.*

Les faits ne sont pas différents, et la question se pose de manière identique, si l'on passe des appendices préhensiles à la conformation pisciforme. De même que nous n'avons pu choisir entre deux modes de constitution morphologique pour caractériser un Arthropode carnassier, nous ne pourrons choisir entre deux modes pour caractériser un Vertébré aquatique. Ici encore, nous nous trouvons en présence d'un aspect impressionnant, la forme en fuseau, l'absence de cou, les membres en palette, — et d'un aspect banal, celui de tous les Vertébrés terrestres. Le contraste n'est pas moins remarquable.

Passant au détail des parties, nous sommes conduits à faire des constatations équivalentes. Le cou distinct et les narines antérieures des Siréniens s'opposent à l'absence de cou et aux narines sur le vertex des Cétacés ; l'existence des membres postérieurs chez les Pinnipèdes s'oppose à l'absence de ces membres chez les Cétacés et les Siréniens.

L'examen particulier des membres antérieurs montre, du point de vue morphologique comme du point de vue méca-

nique, la plus grande diversité. Tout d'abord, la longueur relative de ces membres, loin d'être constante, offre des différences considérables. De plus, les dispositions squelettiques changent d'une espèce à l'autre, et de telle manière que l'on n'aperçoit nulle part une relation quelconque entre la longueur des segments et le mode de fonctionnement. Suivant les cas, les doigts possèdent un grand nombre de phalanges, ou n'en possèdent qu'un nombre restreint, et cette multiplicité ou cette rareté ne contrebalancent pas une longueur ou une brièveté plus grande de l'humérus ou du segment cubito-radial. Et si l'on cherche quelque part une disposition qui favorise le jeu d'un bras de levier, on ne trouve rien.

3. *Disposition aliforme et Corrélation.*

Les dispositions aliformes ne fournissent, non plus, aucune donnée qui soutienne la conception des corrélations.

Considérées dans leur ensemble, ces dispositions montrent une assez grande diversité ; notamment, il n'existe aucun rapport nécessaire entre l'étendue d'une surface portante et la capacité de voler. Les ailes des Insectes sont souvent beaucoup plus grandes qu'il ne conviendrait. Chez les Oiseaux, nous l'avons vu, la longueur relative des divers segments, huméral et cubito-radial, morphologiquement indépendants les uns des autres, le sont aussi au point de vue de la puissance du vol. De même, si l'on oppose les Mammifères volants aux Oiseaux, on aperçoit, sous des analogies remarquables, l'absence complète de corrélations. Nous l'avons indiqué chemin faisant.

Ainsi, d'un, façone très générale, rien n'autorise à admettre l'existence de rapports *morphologiques*, établis *en vue* d'une fonction donnée, entre les diverses parties d'un organisme. D'une forme observée, on ne peut conclure à une autre forme, ni à un mode de fonctionnement, ni à une manière de vivre, et inversement.

II. Les coaptations.

Reste une disposition, que l'on rencontre en diverses circonstances, sur laquelle L. Cuénot a récemment insisté [1] sans paraître conclure, et qui pose, sous une autre forme, la question des corrélations. Il s'agit des *coaptations* que l'on observe chez les animaux les plus divers et, notamment, chez les Insectes. Les pattes antérieures des Mantes et des Nèpes en présentent un exemple typique. La face interne du fémur de la Mante et des Nèpes est creusée, nous l'avons vu, d'un sillon dont les auteurs n'hésitent pas à dire qu'il loge l'ongle du tibia. Ce sillon se forme au cours du développement, et en dehors de toute pression mécanique. Chez la Nèpe, en outre, les carènes fémorales et tibiales sont garnies de poils qui, s'interpénètrant en flexion forcée, assureraient le maintien de cette flexion sans effort musculaire.

De même, la face inférieure des fémurs postérieurs de *Leucospis gigas* et de divers autres Chalcidiens possède une gouttière dans laquelle loge le tibia ; la coaptation s'établit d'autant mieux que le tibia lui-même épouse la courbe du fémur.

Egalement, le segment mobile des chélicères d'Araignées se rabat, au repos, dans la rainure opposée du segment fixe. Ou encore, les épines du fémur de *Saga pedo* et celles du tibia s'engrènent très exactement en position fléchie. — Le tibia postérieur des Criquets s'engage, en flexion forcée, dans une rainure correspondante des fémurs. — La pointe des épines du dactylopodite des Squilles pénètre dans les cupules du propodite.

Les faits du même ordre pourraient être aisément multipliés. Ce qui les caractérise, ce n'est pas tant encore la coaptation que sa genèse. La coaptation, en effet, pourrait être une disposition secondaire, se produisant au moment où l'individu, venant d'éclore ou de muer, a des téguments encore mous. S'appliquant alors l'une sur l'autre, les parties prendraient mutuellement leur empreinte. Les choses se passent ainsi, du reste, en

[1] L. Cuénot, Génétique et adaptation : *Eugenics Genetics and the Family*, 1923.

certains cas. Cuénot, confirmant et complétant les observations de Stockard sur *Aplopus mayeri*, a constaté que la courbure de la partie basale des fémurs antérieurs de *Carausius morosus* qui, en position allongée, encadre très exactement la tête, se produit au moment de l'éclosion, lorsque la tête, sortant après les pattes, comprime celles-ci contre la coque de l'œuf (1).

Dans un grand nombre d'autres cas, néanmoins, la coaptation n'a pas une origine mécanique de cette nature. Les parties qui s'ajustent l'une sur l'autre chez l'adulte se forment indépendamment et à distance. Le tibia de l'embryon de Nèpe ou de Mante n'est pas replié sur le fémur, et la rainure que porte la face interne de celui-ci ne dérive pas d'une pression qu'exercerait celui-là. Du reste, en dehors des appendices, on trouve des faits analogues : la formation de parties qui s'appliquent très exactement l'une sur l'autre, en dehors de toute action mécanique.

De toute évidence, les faits ainsi présentés font impression. Au premier abord, l'observateur incline à penser qu'il se trouve en présence d'une relation de cause à effet, que le développement d'une rainure sur un segment d'appendice correspond directement, par exemple, à la nécessité de loger un autre segment. La concordance si remarquable de deux parties qui s'ajustent, bien que nées séparément et à distance, suggère, en outre, l'idée que l'existence d'une rainure ou d'un sillon implique l'existence d'un organe « destiné » à occuper cette rainure ou ce sillon.

Pour conclure dans ce sens en raisonnant de cette manière, pour se croire en présence de faits exclusifs comportant un caractère de nécessité, il faut se borner à des investigations unilatérales et les envisager d'un point de vue limité. Cuénot admet que ces « coaptations » témoignent d'une « évolution dirigée par l'utilité », et qu'elles pourraient avoir une importance que nous ne soupçonnons pas. C'est, sous une forme différente, imprégné de la conception de Cuvier et franchement finaliste, l'argument darwinien des dispositions « avanta-

(1) Voir : Etienne Rabaud, *L'Adaptation et l'Evolution*, Paris, Chiron, pp. 124-125, fig. 22 et 23.

geuses ». Si l'on confond l'argument avec une donnée de fait, on entre immédiatement dans un cercle et l'on considère, sans autre examen, toute disposition comme utile et avantageuse par cela même qu'elle existe. Le raisonnement scientifique n'admet pas de tels procédés ; la question de l'utilité et celle de « l'avantage » doivent se poser chaque fois, et chaque fois l'observateur doit se préoccuper de grouper les éléments d'information.

En conséquence, quiconque examine ces pattes, dont fémur et tibia paraissent coïncider si exactement, se demande tout d'abord si cette coïncidence intervient utilement et nécessairement dans la vie de l'animal. Or, pour peu que l'on y regarde, on est bien obligé de convenir que tout se passerait de la même manière si cette coaptation n'existait pas. Une Mante, une Nèpe sans sillon logeant l'ongle tibial vivraient comme elles vivent et captureraient les proies avec une égale facilité. Que la flexion forcée soit, pour elles, une attitude de repos, on peut l'admettre ; cette attitude exige-t-elle l'engagement de l'ongle tibial dans l'encoche fémorale ? rien ne l'indique. Rien n'indique, non plus, que cette attitude facilite la détente du tibia et la capture des proies. Au contraire, quand une proie s'approche d'elle, la Mante écarte légèrement le tibia du fémur, elle commence à ouvrir sa pince, comme si elle dégageait les deux segments l'un de l'autre ; elle demeure ainsi jusqu'à ce que la proie soit à sa portée. Alors, la pince se détend et se rabat prestement : mais alors ses deux branches restent séparées l'une de l'autre par l'animal capturé et ne peuvent plus s'ajuster. La coaptation, en la circonstance, ne paraît pas d'une évidente utilité. Allons-nous supposer qu'il y en a une tout de même ? nous ne pouvons le faire sans sortir du cadre de la recherche scientifique.

Si, du même point de vue, nous nous demandons ce que signifie l'engrènement si parfait des épines de Mantes, de *Saga pedo* ou d'autres, nous aboutissons aux mêmes conclusions. Toute proie saisie par ces pattes écarte largement le fémur du tibia et les dents pénètrent dans les tissus. Les dents rempliraient exactement le même office si, au lieu de s'engréner en position de repos, elles butaient les unes contre les autres, ou si elles demeuraient écartées. La première alternative est évi-

dente par elle-même ; la seconde est celle de la pince de divers Scorpions et Crustacés.

Chez certains Décapodes, un peu dans tous les groupes, le dactylopodite et l'apophyse digitiforme du propodite s'appliquent exactement l'un sur l'autre : parfois même, comme chez divers Alpheidœ, le contact est si intime que le dactylopodite, en se détachant, détermine un claquement. Mais un tel ajustement n'est pas le cas général. Souvent, les deux doigts en regard butent l'un contre l'autre par leur extrémité distale légèrement incurvée, de sorte qu'un écart plus ou moins marqué

Fig. 75. — Premier péréiopode de l'Ecrevisse commune.

Fig. 76. — Premier péréiopode de Pagure.

persiste entre eux. Tel est le cas de l'Ecrevisse commune (fig. 75). Même, on rencontre des cas intermédiaires, chez les Pagures, notamment, où la moitié distale de l'une des pinces porte, d'un côté, deux tubercules qui s'ajustent à deux cupules opposées, tandis que la moitié proximale demeure à distance (fig. 76). Or, il faut bien reconnaître que la manière dont ces divers Crustacés utilisent les pinces est très comparable de l'un à l'autre ; par suite, si l'un réussit à saisir ses proies avec des pinces dont les branches ne s'ajustent pas, l'ajustement ne semble pas indispensable à l'autre.

Le fait est d'ailleurs rigoureusement vrai, que le mode de fonctionnement des pinces soit rapide ou lent. Sans doute, des

différences existent, à cet égard, entre les divers Crustacés ; mais ces différences n'existent pas entre les Scorpions et entre les Chernètes. Or, chez eux, on ne constate guère une coaptation véritable. Les branches de la pince de *Buthus*, par exemple (fig. 77) sont parallèles ; les bords opposés sont dentés, mais ne peuvent venir au contact, car les extrémités distales, incurvées, butent l'une contre l'autre. Cette absence de coaptation n'empêche nullement. *B. europœus* de capturer des proies avec une extrême rapidité, une grande précision, et de les maintenir avec solidité. Les pinces des Chernètes ont une disposition analogue, avec cette aggravation que les branches en sont souvent entièrement lisses ; en dépit de cette absence

Fig. 77. — Pince terminale du pédipalpe de *Buthus occitanus*.

Fig. 78. — Pédipalpe d'*Euscorpius flavicaudis*.

d'ajustement et d'armure, ces Arachnides saisissent au passage les pattes des Mouches et s'accrochent solidement à elles.

Au surplus, la coaptation se présente parfois dans des conditions telles qu'on ne peut vraiment lui accorder la moindre signification. Aussi les faces opposées des branches des pinces d'*Euscorpius flavicaudis* (fig. 78) ne sont pas rectilignes, mais sinueuses, et de telle sorte que les échancrures d'un côté correspondent aux proéminences de l'autre, et inversement. Le parallélisme des deux contours est tout à fait exact, et cependant il n'aboutit pas à une coaptation. En effet, les bords opposés n'entrent en contact que dans la moitié distale ; dans la moitié proximale, un intervalle persiste entre eux, toujours bien marqué en dépit des différences individuelles. Une disposition tout à fait analogue caractérise les chélicères de *Phalangium opilio* ♀.

Rien, mieux que ces faits précis, n'illustre la question des coaptations.

D'autres faits, non moins précis, l'illustrent d'ailleurs tout autant. Si, dans certains cas où les tibias viennent s'appliquer dans une gouttière des fémurs, on peut, à la rigueur, envisager une utilité à la coaptation, il en est d'autre où l'utilité ne peut même pas être supposée.

Le cas des Chalcidiens est, à cet égard, l'un des plus instructifs. Le tibia de la patte postérieure de ces Hyménoptères (V. fig. 44 et 46) se rabat contre le fémur, et de telle manière qu'il en résulte une coaptation fort étroite, l'une des plus parfaites qui soit. Or, il suffit d'examiner, même de loin, la manière dont les Chalcidiens se comportent pour se convaincre que la gouttière fémorale et l'exacte coaptation du tibia ne répondent véritablement à aucune nécessité. Dans les circonstances habituelles, en effet, l'Insecte se tient sur ses six pattes, toutes les six locomotrices ; les pattes postérieures ne remplissent aucune fonction spéciale capable de faire perdre aux tarses le contact avec le substrat et de déterminer la flexion forcée du tibia sur le fémur. Peut-être, quand l'animal vole, le tibia se rabat-il sur le fémur ; ce n'est pas sûr, car les Insectes qui volent laissent, très souvent, pendre leurs pattes. Dans tous les cas, la coaptation fémoro-tibiale ne paraît pas de nature à faciliter le vol ; et l'on n'aperçoit aucune circonstance où cette coaptation pourrait intervenir utilement.

On n'en aperçoit guère, non plus, dans le cas des Criquets. A la face inférieure de leurs fémurs postérieurs existe une gouttière bien délimitée, dans laquelle, en flexion forcée, se loge le tibia. A voir les choses en surface, la coaptation frappe et l'on aperçoit aussitôt son utilité ; en même temps grandit l'obsession qui s'attache au mystère de la genèse de ces dispositions anatomiques, qui se correspondent si bien quoique naissant et se développant d'une manière indépendante. De fait, le tibia postérieur des Criquets se place en flexion sur le fémur, chaque fois que l'Insecte exécute un saut, et uniquement dans cette circonstance. Quand l'Insecte marche, le tibia joue sur son articulation fémorale, en demi-flexion. Admettrons-nous alors que cette dépression longitudinale facilite le saut, en permettant un

rapprochement maximum entre fémur et tibia ? Mais cette dépression n'augmente le rapprochement que d'une fraction de millimètre tout à fait insignifiante, et qui n'ajoute certainement rien à la force de la détente.

Une expérience fort simple en fournit la preuve : au moyen de plâtre gâché, je comble la gouttière des fémurs postérieurs de plusieurs *Calliptamus italicus*, maintenus immobiles sans pressions excessives ; le plâtre une fois sec, je lâche ces Criquets : ils prennent leur élan sans aucune difficulté et se mettent à sauter sans manifester la moindre gêne. Le saut initial s'est effectué sur une table de marbre lisse, condition à coup sûr défavorable : ce saut ne se distingue nullement de ceux qu'effectuent, dans les mêmes conditions, les individus témoins.

D'ailleurs, à voir les choses de près, le contact entre fémur et tibia ne s'établit que d'une façon partielle. Chez *Œdipoda cœrulescens*, chez *Œdaleus nigrofasciatus*, la partie moyenne du tibia entre seule en contact avec la gouttière fémorale ; j'ai pu m'en assurer à diverses reprises sur des individus vivants : la coaptation n'est donc ici qu'une apparence.

Le fémur postérieur des Phasgonurides possède aussi un sillon qui semble correspondre au tibia, du moins en flexion forcée. Parfois même, comme chez *Phasgonura viridissima*, *Uromenus rugosicollis*, *Homorocoryphus nitidulus* et quelques autres, cette gouttière est limitée par deux rangées d'épines, disposition qui suggère fortement l'idée d'une gouttière « pour » le tibia. — Or, chez ces Orthoptères, le tibia ne se place jamais en flexion forcée ; ils sautent peu et mal, ils sont relativement lourds et n'ont pas de détente comparable à celle des Criquets. Au surplus, si l'on essaye de placer artificiellement le tibia contre le fémur, on n'obtient pas une coaptation exacte. Même, chez *U. rugosicollis*, l'ajustement parfait est rendu impossible par la forme du fémur : d'une part, sa face inférieure est légèrement incurvée, d'autre part le fond de la gouttière se soulève sur la ligne médiane, tout au début de la portion proximale, si bien que le tibia bute par son extrémité distale sur l'extrémité trochantérienne du fémur : le contact est ainsi rendu impossible.

Chez d'autres Phasgonurides, le contact ne s'établit pas

mieux ou s'établit plus mal encore, bien que le fond de la gouttière soit concave dans toute son étendue Chez *Tylopsis thymifolia*, notamment, la face inférieure du tibia est irrégulière et porte, par sa partie moyenne, sur la partie moyenne du fémur ; en avant et en arrière la prise de contact ne peut s'établir. Du reste, pourrait-elle s'établir qu'elle n'aurait jamais lieu, puisque l'Insecte n'utilise pas la flexion forcée. Chez *Homorocoryphus nitidulus*, le tibia ne touche le fémur que par son quart apical : l'apparence ne correspond pas mieux à la réalité.

Comment, du reste, y correspondrait-elle ? Chez les Criquets, où le tibia se place normalement en flexion forcée, s'ensuit-il une corrélation génétique entre la gouttière fémorale et cette flexion? La corrélation serait, en tout cas, imparfaite puisque l'ajustement ne se fait pas exactement. Mais il y a mieux — ou pire : la gouttière fémorale n'existe pas seule ; chez divers Criquets, *Œdipoda cœrulescens*, *Calliptamus italicus*, *Œdaleus nigrofasciatus* par exemple, la face inférieure du fémur est creusé de *deux* gouttières, parallèles entre elles et contiguës, séparées par une crête mince à bords tranchants. L'une est interne, c'est celle sur laquelle se rabat le tibia ; l'autre, externe, demeure constamment sans emploi. Les deux gouttières, pourtant, diffèrent peu l'une de l'autre, et l'externe logerait également bien le tibia. Sa genèse a-t-elle quelque rapport avec l'existence du tibia et sa flexion forcée ? Comment le prétendre ? et ne voit-on pas clairement, dès lors, que si une gouttière fémorale peut loger à peu près le tibia, cette conséquence d'un processus embryonnaire ne saurait être, en même temps, le déterminisme de ce processus. Ne voyons-nous pas, en effet, qu'une gouttière, en tout semblable par sa forme et sa situation, se constitue sur le même fémur et ne correspond nullement au tibia ?

L'existence de cette gouttière externe, sans utilisation ni emploi, nous conduit à examiner une série d'autres cas, formant ensemble ce que l'on pourrait appeler de « fausses coaptations ».

Chez divers Insectes, le fémur possède une gouttière capable de loger le tibia, quand celui-ci se rabat, mais en flexion forcée sur celui-là.

Tel est notamment le cas de *Chlœnius velutinus*. La face

inférieure du fémur antérieur de ce Coléoptère est creusée, dans toute sa longueur, d'un sillon large, limité par deux arêtes tranchantes, dans lequel le tibia se rabattrait aisément et en occuperait environ les 2/3 internes. Une disposition tout analogue existe aux pattes moyennes et aux postérieures, sauf que le sillon, moins large, s'ajusterait mieux encore au tibia. Seulement, l'ajustement ne peut se faire car, en flexion forcée, le tibia vient buter contre le trochanter et demeure forcément éloigné du fémur.

De même en est-il pour un autre Carabique, *Steropus madidus*. La face inférieure du fémur antérieur, assez large, présente, dans sa moitié distale, un méplat limité par deux carènes. Le tibia s'ajuste *exactement* sur ce méplat. Pourtant, la face inférieure du tibia porte 4 épines sur la ligne médiane, obliquement implantées d'arrière en avant, qui ne gênent pas la coaptation quand on place, expérimentalement, l'appendice en flexion forcée. Cette disposition rappelle d'assez près celle des Squilles, dont le dactylopodite porte des épines ; celles-ci, toutefois, moins obliquement implantées, correspondent à des cupules peu profondes. On pourrait donc penser que l'absence de cupules, chez *Steropus madidus*, tient à l'obliquité des épines. En réalité, ce Carabe ni le précédent ne placent jamais leur segment fémoro-tibial en flexion forcée ; aucune de leurs attitudes possibles ne les y entraîne. Reposant toujours sur leurs pattes, celles-ci sont forcément en extension ou demi-flexion. On ne saurait même arguer d'une attitude possible dans le vol, car *S. madidus* est aptère, et *Ch. velutinus*, ailé, prendrait-il son vol, que la flexion serait limitée par le trochanter.

Des dispositions analogues se rencontrent, du reste, chez d'autres Insectes. *Œdemera nobilis* par exemple, est tout à fait superposable à *Ch. velutinus*. La face inférieure de son fémur postérieur est nettement excavée en gouttière ; mais nous avons vu que le tibia est arrêté par le trochanter chaque fois que s'accentue la flexion.

Syromastes marginatus et *Ischnodemus sabuleti* présentent le même phénomène. Aux trois paires d'appendices, la face inférieure du fémur de *S. marginatus* est bordée, à droite et à gauche, par une crête ; l'ensemble forme une gouttière qui loge-

rait fort bien le tibia en flexion forcée, comme on s'en assure aisément sur l'animal vivant. La gouttière n'occupe pas toute la longueur du fémur ; mais, en cela, elle ne diffère pas essentiellement de toutes celles que nous connaissons. — La face inférieure du fémur d'*I. sabuleti* présente une gouttière, relativement profonde, limitée par des carènes très nettes. Or, aucun de ces Hémiptères ne placent leur appendice en flexion forcée : la correspondance est vraiment illusoire.

N'oublions pas, d'ailleurs, que la face inférieure des fémurs antérieurs des Cigales, nymphes et adultes, semblent construites de manière à recevoir un tibia qui ne vient jamais à son contact immédiat.

Des exemples analogues seraient très faciles à multiplier. En examinant les fémurs de divers Insectes, nous trouverions des gouttières sur lesquelles s'ajusteraient un tibia qui ne se rabat jamais en flexion forcée. Le fémur postérieur du Hanneton vulgaire est, à cet égard, tout à fait expressif.

La coaptation n'en existe pas moins virtuellement ; il n'y a pas moins correspondance de deux parties nées indépendamment.

Par contre, on trouve nombre d'Insectes chez lesquels les faces en regard des tibias et des fémurs sont toutes deux convexes. Cette disposition, pas plus que la précédente, n'est liée à un régime alimentaire, ni à un comportement déterminés. Elle existe chez des Insectes phytophages aussi bien que chez des Carnassiers, tels que divers Réduvides, les Gerrides, *Scatophaga stercoraria*, les Asilides, etc. L'absence de gouttière ne gêne pas plus les uns que la présence d'une gouttière ne favorise les autres. En fait, il faut bien se rendre compte que la flexion forcée est une attitude peu fréquente, qu'elle s'effectue aussi bien dans tous les cas, et ne joue jamais un rôle nécessaire.

Parfois, sans doute, nous constatons que deux parties s'ajustent très exactement et l'apparente précision de cet ajustement nous impressionne, retient et fixe notre attention. Nous inclinons à lui accorder une grande importance ; dès lors, nous nous apprêtons à admettre que ces deux parties sont faites l'une pour l'autre : et nous voilà tout près de nous égarer en

dehors des données positives et des interprétations scientifiques. Pourtant, un léger effort suffit pour apercevoir que les parties fonctionnent d'une manière équivalente et jouent un rôle tout à fait comparable, même quand elles ne s'ajustent pas avec exactitude. La coaptation ne facilite le fonctionnement ni ne le gêne, quelles que soient les parties sur lesquelles elle porte. Nous le constatons clairement en ce qui concerne les appendices ; nous le constatons également en examinant d'autres organes, par exemple, les élytres des Insectes. L'une des deux présente parfois un bourrelet ou un bouton correspondant à une gorge ou à une cupule ; mais souvent aussi, le plus souvent même, les deux élytres sont simplement juxtaposées, ou même ne se rejoignent pas sur la ligne médiane.

Partout et en toute occurrence, une vue d'ensemble montre un processus assez répandu qui donne à deux parties une apparence complémentaire ; parfois, l'apparence correspond à une coaptation effective ; mais parfois la coaptation demeure virtuelle et n'est pas toujours possible. Constamment, à côté de la coaptation se place l'absence de coaptation, dans des conditions pourtant comparables. On est ainsi conduit à reconnaître que ni l'une ni l'autre ne constituent des corrélations morphologiques ; l'une et l'autre appartiennent à l'ordre des coïncidences pures : seulement, la coïncidence ne nous frappe pas dans un cas, tandis qu'elle nous étonne dans l'autre. Au demeurant, la question ne se pose pas.

III. Adaptation active et Préadaptation.

La question des « adaptations » morphologiques convergentes n'est pas pour cela résolue. Que les dispositions constatées ne nous apparaissent pas comme corrélatives les unes des autres ou comme ne correspondant pas à un genre de vie déterminé, il ne s'ensuit pas forcément qu'il faille leur refuser toute valeur adaptative.

Deux interprétations pourraient être données.

La première consisterait à dire que les phytophages à pattes armées sont d'anciens carnassiers dont les appendices ont con-

servé des marques plus ou moins importantes de leur précédent régime. Certains auraient perdu la hanche allongée, que d'autres auraient conservé ; certains auraient conservé l'armure avec la gouttière fémorale, que d'autres auraient perdue.

Inversement, on pourrait dire que les carnassiers à pattes inermes ont, eux aussi, changé de régime. Ce seraient d'anciens phytophages qui n'ont pas encore acquis tous les « caractères » en rapport avec leur nouveau régime. L'armure fait encore défaut ; quelques-uns ont une hanche allongée ou demi-allongée, marque distinctive de tout appendice préhensile ; d'autres n'ont encore subi aucune modification. De la même manière on peut interpréter tous les cas : les Oiseaux qui ne volent pas voleront ou ont volé ; tous les Vertébrés sans ailes en acquerront ou les ont perdues — et ainsi des Invertébrés. Egalement, les Vertébrés aquatiques vont acquérir des pattes, ou d'autres les perdre...

On peut ainsi tout affirmer. Encore faut-il prouver. Or, cette interprétation, qui m'a été opposée et qui fait partie intégrante de la mentalité morphologique, ne repose sur aucun fait. Du passé des animaux en question, nous ne savons rien. Si loin que remonte notre observation, dans le cas précis des appendices préhensiles, nous ne trouvons aucun signe qui permette de supposer un changement de régime dans l'un ou l'autre sens. De quel droit dirons-nous alors que ce régime a changé, sinon parce que nous admettons, sans faits à l'appui, qu'il existe une relation morphologique entre la forme d'une part, le fonctionnement et le régime de l'autre ? Du reste, l'interprétation morphologique ne tient pas contre les faits, qui se dresseraient à foison s'il était nécessaire. A l'argument du carnassier devenu phytophage, en train de perdre son armure et ses divers caractères préhensiles, il est trop facile d'opposer tous les appendices postérieurs à forme préhensile, qui ne fonctionnent nullement et n'ont, sans doute, jamais fonctionné, tels les Chalcidiens, *Syromastes*, *Alydus*, etc. ; ou encore tous les appendices munis d'une armure paradoxale, épines sur la face supérieure des segments ou épines articulées, incapables d'intervenir dans une capture.

A l'argument inverse des phytophages devenus carnassiers, en train d'acquérir la forme préhensile, il suffit d'opposer le fait du fonctionnement actuel de ces appendices ; complète-

ment inermes, conformés comme des appendices locomoteurs quelconques, ils n'en sont pas moins un excellent outil, qui saisit et maintient les proies avec la même facilité que les pinces les plus puissantes et les mieux armées.

Prétendra-t-on qu'il existe actuellement des Insectes à régime mixte, tantôt carnassier et tantôt phytophage ? nous n'en serions guère plus avancés, car il faut d'abord prouver que ces Insectes changent actuellement de régime, et préciser dans quel sens s'effectue ce changement. Nous constatons, d'ailleurs, que certains d'entre eux, qui ont des tibias armés, ne font aucun usage de leurs pattes, tels les Phasgonurides.

En réalité, contre les faits, tous les raisonnements morphologiques se brisent parce qu'ils reposent sur des hypothèses sans fondement.

L'autre interprétation serait l'interprétation préadaptationniste. Il faut compter avec elle, puisqu'elle rallie encore quelques partisans ; mais il faut aussi la réduire, car elle repose, comme la précédente, sur des hypothèses arbitraires.

Suivant cette manière d'envisager les dispositions morphologiques, chacune d'elles serait un « caractère » indépendant. Isolé ici ou là sur des individus distincts, il n'y jouerait aucun rôle actuel, mais constituerait l'un des éléments dont la réunion fortuite réaliserait l'appendice préhensile. Du moment où cet appendice existe, l'animal se trouve préadapté à devenir carnassier ; il ne lui manquerait que d'être attiré par les proies vivantes. La Cigale serait, évidemment, un bel exemple de cette préadaptation. Quant à tous les Arthropodes munis d'appendices préhensiles et attirés par les proies vivantes, ils posséderaient à la fois l'ensemble des caractères morphologiques et l'affinité physiologique.

Pour mesurer toute la faiblesse de la conception, ne suffit-il pas de remarquer qu'elle ne concorde nullement avec les faits ? S'il est vrai que chacun des « caractères » existe isolément chez des individus distincts, il est également vrai que chacun d'eux existe aussi bien chez des Carnassiers que chez des Phytophages. Par suite, le fonctionnement préhensile n'est pas étroitement lié à la réunion de tous ces caractères. Et je n'insiste pas sur ce fait que des « caractères » préhensiles, notam-

ment des épines, sont souvent placés de telle manière qu'en dépit de toutes les coïncidences, ils ne pourront jamais intervenir dans la capture des proies. Je rappellerai, à cet égard, les épines implantées sur les faces dorsales ou latérales des fémurs ou des tibias, sur les diverses faces des hanches. Il faut enfin ajouter que les caractères morphologiques se trouvent parfois réunis au complet, sans que l'appendice puisse devenir préhensile. Sans doute, quand il s'agit des pattes antérieures, comme celles de la Cigale, il reste la ressource de penser que le « caractère » physiologique fait encore défaut, qu'il peut venir, un moment ou l'autre, compléter l'ensemble. Mais quand il s'agit de pattes postérieures, comme celles des Chalcidiens, il devient difficile de se rattacher à ce dernier espoir. A ces appendices, rien ne manque, morphologiquement, pour leur donner l'aspect préhensile ; les chances pour que cet aspect corresponde jamais à une réalité sont, évidemment, tout à fait nulles ; les Chalcidiens, d'ailleurs, s'attaquent aux proies vivantes et n'ont, de ce chef, plus rien à acquérir.

Et ce fait a, pour la théorie, une gravité exceptionnelle ; d'autant plus que, quand le « caractère » physiologique existe seul, les appendices fonctionnent comme préhensiles en l'absence de tout « caractère » morphologique. Où serait alors la préadaptation ? l'animal est attiré par les proies vivantes, il les capture avec ses pattes : est-il préadapté à acquérir des appendices préhensiles ?

Ce n'est pas encore tout. Parmi les Arthropodes attirés par la chair vivante, un certain nombre n'utilisent jamais leurs pattes. Celles-ci, pourtant, possèdent souvent des « caractères » préhensiles très accusés. La préadaptation ne devient-elle pas, dès lors, tout à fait incompréhensible ? Ces animaux qui possèdent à la fois les « caractères » morphologiques et les physiologiques, l'appendice préhensile et l'attraction vers la proie, n'utilisent pas leur appendice et capturent avec les mandibules : que manque-t-il à la combinaison des « caractères » pour compléter la préadaptation ?

C'est encore une conception qui n'a pu naître et se développer qu'à la faveur d'un examen partiel des faits, qu'en tenant uniquement compte des données favorables, en apparence.

En réalité, tous ces faits, qu'une analyse rigoureuse et sans parti pris permet de placer en évidence, démontrent que la capture des proies n'implique nullement un organe déterminé, et moins encore un organe construit d'une certaine manière. Entre les diverses parties d'un organisme n'existe aucune relation morphologique nécessaire : une patte à hanche longue, fémur large et armé, un tibia inerme ou armé qui se rabat sur le fémur ne constituent pas plus une adaptation morphologique à la capture des proies, qu'une forme en fuseau, l'absence de membres postérieurs et de cou, des palettes « natatoires », ne constituent une adaptation morphologique à la vie aquatique.

Ce n'est pas en fonctionnant que ces formes ont pu être acquises, puisque une patte locomotrice quelconque fait effet de pince puissante, ou qu'un Vertébré d'aspect normal nage à merveille. Ce n'est pas davantage en vertu d'une préadaptation qu'aurait pu s'établir une concordance entre une forme et un mode de fonctionnement : toutes les affirmations contraires n'ont pour soutien que des interprétations prises pour des faits et utilisées comme arguments. C'est le cercle dans lequel tournent les naturalistes pour qui l'organisme n'existe pas en dehors de sa forme extérieure. Ne sachant comment combler l'espace qui sépare la forme d'un organe de la manière de vivre de l'organisme, ils se répandent en suppositions vaines, qui aboutissent finalement à mettre en série de purs concepts, entités métaphysiques, fantômes inconsistants.

CHAPITRE VI

LA CONVERGENCE PHYSIOLOGIQUE

Puisque l'étude comparée des formes, du fonctionnement et des manières de vivre ne fait ressortir, entre les premières et les secondes, qu'une relation de pure coïncidence, puisque le lien qui réunit soit les Arthropodes carnassiers, soit les Vertébrés aquatiques, ou d'autres organismes, n'est pas de nature morphologique, il faut nécessairement rechercher quel peut être ce lien.

Procédant par ordre, examinons tout d'abord les Arthropodes carnassiers. Nous nous trouvons en face d'animaux se nourrissant de proies vivantes qu'ils capturent, les uns avec leurs pattes, les autres avec les mandibules. Ce qu'ils ont de commun, ce n'est donc pas la forme des appendices, ce ne peut être que le régime alimentaire : dès lors, à la convergence morphologique, sans intérêt ni valeur, se substitue la *convergence physiologique*.

Celle-ci ne soulève aucune difficulté quant à sa genèse. Si les formes, en effet, quoique infiniment multiples même dans un groupe limité, se répètent néanmoins, les régimes alimentaires, beaucoup moins nombreux, doivent se répéter bien plus souvent encore. A cet égard, les animaux se groupent, en somme, autour de deux régimes principaux, le phytophage et le carnivore. Chacun d'eux se subdivise, évidemment, en régimes secondaires ; le carnivore, par exemple, comprend les proies mortes et les proies vivantes. Sans doute, aussi, la nature des proies reconnaît des spécialisations plus ou moins étroites. Mais, du point de vue qui nous retient ici, ces spécialisations sont accessoires ; l'intérêt porte, tout entier, sur ce fait qu'un régime de proie vivante implique une attraction spéciale pour

cette catégorie de proies et leur capture. Cette attraction ne dépend nullement du « désir » de l'animal, elle est une réaction d'ordre constitutionnel. A elle seule, elle détermine, sans discussion possible, une convergence physiologique qui groupe les animaux les plus divers.

Cette convergence ne correspond pas plus à une « adaptation fonctionnelle », que la convergence des formes ne correspond à une « adaptation morphologique ». Pour qu'il y ait adaptation fonctionnelle, il faudrait que l'organisme ait été conduit à capturer des proies vivantes, ce qui implique presque l'attraction préalable. On pourrait arguer de pénurie alimentaire, obligeant les animaux à vivre de ce qu'ils trouvent et leur donnant l'habitude d'un régime nouveau. L'adaptation fonctionnelle serait alors véritable. Mais elle ne serait et ne pourrait être qu'individuelle ; l'habitude acquise par l'usage ne persiste pas dans la lignée, car elle ne correspond pas à une modification du système nerveux ; elle n'est que l'exercice d'une affinité secondaire, qui repasse au second plan dès que les circonstances changent.

Dans tous les cas, cette « adaptation » transitoire n'éclairerait en aucune manière la signification des formes, et moins encore celle de leur convergence. A supposer qu'il en résulte une sorte de « pli professionnel », il disparaîtrait avec l'individu qui l'a acquis. Il n'est d'ailleurs pas inutile de remarquer que, dans le cas présent, un régime carnivore momentané n'entraînerait pas forcément l'utilisation des pattes ; l'exemple des Orthoptères à régime mixte est, à cet égard, une indication.

En réalité, l' « adaptation fonctionnelle » n'est et peut être qu'un phénomène individuel ; elle ne se traduit par une forme commune que chez des individus ayant entre eux des ressemblances étroites. Les effets sont limités, et insister semble fort inutile.

La convergence physiologique est tout autre chose. Elle manifeste une propriété fondamentale de la substance vivante ; elle est d'ordre physico-chimique. Sa genèse ne dépend pas d'un régime déterminé ; elle répond aux conditions même dans lesquelles cette substance vivante s'est constituée et aux diverses influences qui ont modifié sa composition initiale. Cette convergence est donc la résultante complexe de toutes les interactions

auxquelles ont pris part des substances vivantes distinctes, qui ont finalement en commun une même propriété. Pareille coïncidence n'implique pas une origine commune, ni davantage, entre ces substances, une ressemblance étendue. Si toutes les substances vivantes, en effet, ne peuvent être telles qu'en raison d'une constitution fondamentale essentiellement la même, il n'existe pas moins entre elles des différences importantes manifestées par des propriétés secondaires. Celles-ci, toutefois, ne sont pas en nombre indéfini. Relativement aux attractions et aux répulsions d'où dérive, par exemple, le régime alimentaire, et qui sont d'ordre chimique, il n'existe guère que deux groupes principaux, l'attraction par la chair animale, l'attraction par les tissus végétaux. Bien que se diversifiant à l'infini, dans le détail, chaque groupe n'en caractérise pas moins toute une catégorie d'animaux. Considérés dans leur ensemble, ces animaux peuvent différer les uns des autres par un plus ou moins grand nombre d'autres propriétés : l'attraction commune qu'ils manifestent pour la proie vivante d'une certaine catégorie constitue une « convergence physiologique ». Ce terme n'implique donc pas que ces animaux aient subi, sous une influence unique, des transformations aboutissant à une ressemblance partielle ; il implique, simplement, le fait de cette ressemblance.

Nous verrons plus loin dans quelle mesure cette manière de comprendre la convergence doit être généralisée ; c'est sur son importance qu'il faut maintenant insister. Habituellement, on la considère comme tout à fait superficielle et, partant, négligeable. Sans doute, elle ne supprime pas les différences, souvent très accusées, qui séparent les animaux ; sans doute, elle n'a pas de rapports marqués avec les dispositions morphologiques ; elle indique, tout de même, une certaine réaction du système nerveux.

Insensible — ou peu sensible — aux émanations des tissus végétaux, le système nerveux des Arthropodes carnassiers réagit, par contre, aux émanations des tissus de certains animaux. Mais l'effet immédiat n'est pas toujours le même et l'excitation produite se manifeste suivant deux modes bien distincts : ou bien l'attraction détermine une mise en marche immédiate de l'animal, qui poursuit sa proie et la capture avec

les mandibules ; — ou bien l'attraction ne détermine qu'un mouvement sur place de l'animal, qui se campe sur ses deux paires de pattes postérieures, redresse ses pattes antérieures en demi-flexion, jusqu'au moment où la proie parvient à sa portée : à ce moment, l'animal étend ses pattes antérieures et les rabat brusquement sur sa proie ; l'animal ne poursuit pas, parfois il se rapproche un peu et fait un bond à courte distance.

Le premier cas est celui d'animaux qui sont fréquemment en marche, comme s'ils étaient en quête de nourriture, par exemple les Carabiques, les Staphylins, les Cicindèles. Ils ont, en général, une allure rapide et l'on conçoit très bien qu'un excitant quelconque doit avoir presque sûrement pour effet d'activer la manière normale.

Le second cas est celui d'animaux qui stationnent sur des substrats variés, les Mantes, les Mantispes, ou qui ont une activité restreinte, comme les Hydrocorises. Non pas que les moyens de se déplacer leur fassent défaut ; tous ont des pattes normalement conformées ; plusieurs, en outre, ont des ailes capables de fonctionner. En conséquence, les uns pourraient capturer avec leurs pattes et les autres pourraient poursuivre. Ce qui les unit et les sépare à la fois ne réside donc pas dans leurs dispositions morphologiques, mais uniquement dans le mode de réaction de leur système nerveux d'une part, et dans les connexions de ce système nerveux, d'autre part. Si l'on considère leurs affinités alimentaires, tous convergent de la façon la plus nette, puisque tous sont également attirés par les proies vivantes. La convergence ne se prolonge pas, si l'on considère le mode de capturer des proies ; les réactions de ce système nerveux, qui sont les mêmes vis-à-vis de certains excitants, ne déterminent pas, chez tous, des mouvements analogues.

Ceci n'est plus affaire de constitution proprement dite, mais très probablement de conduction des éléments nerveux, de leurs connexions entre eux et avec les divers appendices, peut être aussi de la nature des terminaisons périphériques qui reçoivent l'excitant. Par un moyen ou par un autre, les trajets réflexes ne sont évidemment pas comparables. Partant de cette hypothèse, j'ai fait quelques essais avec des Mantes et des Staphylins. Les Mantes aveuglées par une couche de vernis sont

quasiment réduites à l'immobilité, les Criquets enfermés avec elles ne déterminent que de faibles mouvements, si près qu'ils puissent passer ; le vernis supprimé et les antennes amputées, ces mêmes Mantes sont beaucoup moins insensibles à la présence des proies et les capturent ; l'absence des antennes diminue sûrement leur activité, mais il paraît certain que le réflexe de capture est surtout déterminé par le mouvement perçu par les yeux ; les excitations olfactives ne provoquent, outre l'attraction, que des mouvements de la tête et du prothorax. Les Staphylins aveuglés, au contraire, conservent toute leur activité ; ils capturent les proies avec la même facilité ; privés d'antennes, ils perdent, au contraire, beaucoup de leur activité et la présence des proies, notamment, ne détermine pas, comme auparavant, l'ouverture immédiate des mandibules. Ces essais, sont insuffisants pour permettre une conclusion ferme ; on en peut tirer tout de même une indication conforme à l'hypothèse : les trajets réflexes des uns partent surtout des yeux ; les trajets réflexes des autres partent surtout des antennes et sans doute aussi des terminaisons tactiles ou analogues. Quoi qu'il en soit, pour les uns l'excitant externe détermine d'abord un mouvement des pattes, le jeu des mandibules venant en second lieu ; pour les autres l'excitant externe détermine uniquement un mouvement des mandibules.

Cette différence est spécifique, tous les individus d'une même espèce procédent de la même manière : nous verrons l'importance de cette précision.

Le rôle du système nerveux apparaît ainsi comme prédominant, et cette prédominance (1) se traduit par une convergence physiologique qui ne se superpose, en aucune façon, aux ressemblances d'ordre morphologique. La convergence physiologique établit entre les animaux un rapport plus vrai que n'en peut établir un rapport superficiel de forme n'impliquant ni le régime, ni l'homologie des parties ni, finalement, aucune propriété commune : seul, le régime alimentaire traduit l'une de ces propriétés, puisqu'il dépend des réactions du système ner-

(1) Il importe de spécifier que cette prédominance est exclusive à l'animal adulte. Au point de vue de l'ontogenèse, il n'en va plus de même : le système nerveux se comporte comme un tissu quelconque.

veux ; c'est donc dans ce système nerveux que réside la convergence. Niera-t-on, en effet, que le régime alimentaire et, d'une façon plus générale, les conditions d'existence aient, pour l'organisme, une valeur fondamentale qui laisse loin derrière, la valeur des dispositions anatomiques ?

Pour demeurer dans la question particulière des formes préhensiles, celles-ci nous apparaissent, dès lors, comme un phénomène accessoire, manifestant, d'une façon quelconque, le métabolisme général. Qu'elles existent ou n'existent pas, l'animal attiré par les proies vivantes les capture avec une égale facilité. La disposition anatomique n'y ajoute rien ; c'est par coïncidence pure qu'elle se rencontre avec un régime carnassier. Même, quand la coïncidence a lieu, l'appendice préhensile demeure parfois sans emploi.

*
* *

Une conclusion tout à fait analogue s'impose pour les Vertébrés aquatiques. Entre la vie aquatique et l'aspect pisciforme, il y a pure coïncidence et nullement rapport nécessaire. Ici encore, ce qui domine, c'est une convergence physiologique : l'attraction par l'eau.

Cette attraction ne peut être secondaire à l'acquisition de l'aspect pisciforme. On ne conçoit nullement ici la préadaptation morphologique, car on se représente difficilement un animal ayant acquis hors de l'eau la forme d'une Baleine et parcourant une certaine distance sur terre avant de rencontrer la mer. Mais on aperçoit fort bien ceci : parmi les Mammifères qui, sous des influences impossibles à préciser, ont perdu les pattes postérieures et acquis une forme en fuseau, ceux-là seuls ont survécu qui étaient déjà dans l'eau. La modification n'était pas pour eux un avantage, nous l'avons vu ; mais le fait de mener déjà une vie aquatique a réduit la modification au moindre mal. Quant aux autres Mammifères que l'eau attire, ils n'ont eu besoin de subir aucun changement de forme pour vivre dans ces conditions de milieu. Ce sont ceux, du reste, dont les dispositions morphologiques correspondent le mieux à toutes les exigences de ce milieu.

Les Reptiles ne semblent pas tout à fait comparables aux

Mammifères. Chez les Reptiles, en effet, l'absence de tout appendice n'exclut pas la vie terrestre, ni les déplacements rapides et faciles sur le sol. Pour ce qui est, pourtant, des Sauriens aquatiques, à membres absents ou réduits, il semble bien qu'ils n'aient pas vécu dans des conditions meilleures que les Mammifères pisciformes actuels. N'est-il pas remarquable, en effet, que les Ichtyosaures, les Plésiosaures, les Mosasaures aient disparu, tandis que les Crocodiliens à mœurs tout aussi aquatiques et possèdant quatres membres bien développés subsistent encore et se multiplient? Les Ichtyosaures, pourtant, ont persisté longtemps ; ils sont contemporains des premiers Crocodiles; ils se trouvaient, par suite, dans des conditions extérieures très voisines. Du point de vue morphologique, au surplus, les Ichtyosaures pouvaient passer pour « merveilleusement adaptés » puisque, outre leur aspect pisciforme, leurs narines étaient rejetées en arrière, comme celles de certains Cétacés, et comme le *Belodon*, Crocodilien fossile.

Tous ces faits ramènent à la même conclusion : nous sommes en présence d'une convergence physiologique; ce sont des animaux hygrophiles et l'hygrophilie, propriété de leur système nerveux, n'affecte aucune relation nécessaire avec les ressemblances extérieures.

L'hygrophilie, d'ailleurs, n'implique pas de la part de l'animal une manière de nager plutôt qu'une autre. Celle-ci dépend des voies réflexes, c'est-à-dire des connexions que les fibres nerveuses établissent entre la périphérie et les divers muscles. Pour les uns, la progression dans l'eau résulte de mouvements ondulatoires de l'arrière train, les appendices n'y prennent aucune part ; pour les autres, la progression résulte plutôt des mouvements des appendices. La dépendance exclusive du système nerveux de l'un et l'autre de ces modes ressort de ce fait que les animaux terrestres mis à l'eau se comportent, suivant l'espèce, d'une manière ou d'une autre. Tandis que les Chiens utilisent leurs pattes, les Lézards ramènent leurs pattes contre le corps. Ici encore, la réaction est spécifique.

Ainsi, les faits morphologiques relatifs aux animaux pisciformes se superposent rigoureusement aux faits qui concernent les appendices préhensiles. Ces faits frappent, quand on les examine d'une façon unilatérale; dès qu'on pousse l'analyse,

on retombe sur une convergence physiologique, sans rapport nécessaire avec les dispositions anatomiques des animaux, mais qui détermine un certain genre de vie.

Partout et constamment, nous retrouverions le même phénomène : Mammifère, Oiseau, Reptile, Batracien, Arthropode, l'animal subit une attraction qui le conduit à un mode d'existence ; il le mène, quelle que soit sa forme et souvent en dépit d'elle. Rien n'est plus significatif, à cet égard, que les Serpents qui grimpent sur les arbres, alors qu'ils ne possèdent aucun organe capable de faciliter leur ascension.

Et dans le cas où nulle convergence physiologique n'entre en ligne de compte, où les ressemblances extérieures sont réduites à elles-mêmes, le phénomène n'est plus qu'une coïncidence sans intérêt. Les plantes en capitules, les élytres abrégées de certains Insectes ne correspondent vraiment à rien, sinon à des rapports de forme que l'on doit se borner à constater. Et rien ne marque mieux combien sont insignifiantes en soi les convergences morphologiques.

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS

De toutes les données de fait qui précèdent se dégage très naturellement la même conclusion : Arthropodes à pattes préhensiles, Vertébrés pisciformes, animaux volants, plantes en capitules ou en ombelles, disposition morphologique quelconque, on ne reconnaît aucune relation nécessaire entre la forme et le genre de vie de l'organisme considéré. Conclure dans un autre sens ne peut dériver que d'une manière unilatérale d'envisager la question. C'est une manière qui a pour effet de multiplier les problèmes en les rendant, par avance, insolubles. Au lieu de s'en tenir aux faits et d'essayer de les grouper suivant leurs liens logiques, ce qui incite à la recherche, on préfère créer des faits au moyen d'interprétations arbitraires, ce qui détourne de la recherche, ou tout au moins la rend stérile.

Limitée à la comparaison d'organismes vivant dans des conditions analogues, la convergence morphologique apparaît, forcément, comme liée à ces conditions ; mais il est bien évident que la conclusion précède alors la comparaison au lieu d'en découler. Le résultat change entièrement quand la comparaison est pratiquée d'une façon complète, quand les formes semblables sont placées en regard de la manière de vivre, et que celle-ci est opposée à toutes les formes qui coïncident avec elles. Un observateur dénué de parti pris comprend bien, alors, que des conditions de milieu déterminées ne commandent pas une forme déterminée ; qu'il ne saurait être question d'adaptation morphologique, directe ou indirecte, soit que les influences extérieures exercent une action modelante sur l'organisme,

soit que l'organisme, modifié par avance, cherche et rencontre les influences extérieures en accord avec sa forme.

Du même coup, ressort l'impossibilité de tirer, des dispositions morphologiques, la moindre indication sur le mode de fonctionnement des organes ou la manière de vivre des organismes. Tout coïncide avec tout, et les coïncidences se retrouvent dans le détail aussi bien que dans l'ensemble. Entre les divers organes, entre les diverses parties d'organes d'un même organisme, n'existe aucune relation de forme dont on puisse dire qu'elle répond à une nécessité vitale et, par conséquent, à un but. L'analyse détaillée que nous avons faite des appendices préhensiles ne laisse guère de doutes sur ce point ; tous les autres cas se prêteraient à la même analyse, qui donnerait les mêmes résultats. L'étude des Vertébrés aquatiques aboutit notamment à un résultat tout à fait remarquable : les appendices en forme de palettes, la brièveté de leurs segments brachial et antibrachial paraissent, de prime abord, correspondre à quelque nécessité mécanique, au besoin de fournir un bras de levier court et solide ; mais, outre les différences qui séparent, à cet égard, les animaux, nous avons constaté, d'une part que les palettes n'interviennent pas dans la nage rapide et que leur absence ne cause nul dommage, — d'autre part que les Vertébrés aquatiques munis de membres « normaux » ne les utilisent pas non plus quand ils nagent.

De même trouverions-nous, en examinant les ailes. Nous constaterions, notamment, une disproportion surprenante entre l'étendue des surfaces portantes et la puissance du vol. Un tel discord souligne de la façon la plus nette l'absence de rapport morphologique et, partant, fonctionnel, entre la puissance des masses musculaires et l'état du développement des ailes.

Ce n'est pas, au surplus, un cas isolé. Depuis longtemps les physiologistes ont remarqué que l'ablation d'une portion d'organe, souvent importante, ne modifie pas les conditions générales d'existence de l'individu. Parfois même, le phénomène s'exprime en disant que la quantité de substance des divers organes dépasse les besoins de l'individu ; cette substance serait en excès. Bien que ne correspondant qu'en partie à la réalité, cette observation courante indique nettement que la notion d'une absence d'harmonie morphologique entre les

diverses parties d'un organisme est, au fond, une notion banale ; elle acquiert toute sa valeur quand elle s'étend de l'excès de certaines parties à l'insuffisance de certaines autres.

Dès lors, si l'aspect extérieur ne traduit en aucune mesure ni fonctionnement, ni habitat, ni comportement, comment peut-on comprendre les ressemblances si marquées qui conduisent à rapprocher des organismes originellement distincts et fondamentalement éloignés les uns des autres ? S'il faut renoncer à un phénomène d' « adaptation » ou de préadaptation, que reste-t-il ? L'orthogenèse a été proposée, et considérée comme capable d'expliquer ces similitudes extérieures. Mais cette solution ne vaut guère mieux. Que serait, en effet, l'orthogenèse, sinon le développement parallèle, d'organismes parents ? On conçoit bien que de tels organismes, constitués d'une manière très analogue, aboutissent à des formes analogues s'ils sont soumis à des influences analogues. Tel n'est pas ici le cas. Les Vertébrés, par exemple, descendent, peut-être, d'un ancêtre commun ; toutefois, les différences qui les séparent manifestent des divergences constitutionnelles trop importantes pour laisser supposer que, placés dans des conditions analogues, ils se sont modifiés de manière analogue. Un Poisson, un Reptile, un Mammifère, ne sont pas comparables, à ce point de vue ; et l'on ne saurait même, sans abus, arguer d'un ancêtre commun aux Siréniens, aux Cétacés et aux Pinnipèdes.

En fait, les ressemblances réunies sous le nom de convergence ne sont et ne peuvent être que des coïncidences. Toutes ces formes dérivent exclusivement du métabolisme général de l'organisme au cours de son développement, en fonction de la constitution de cet organisme et des influences auxquelles il est soumis. C'est la résultante de ce métabolisme que reflètent les propriétés diverses de cet organisme, sa forme extérieure en particulier ; et l'on ne saurait être surpris que, parmi tous les métabolismes particuliers, quelques-uns se traduisent par des apparences semblables, sans que cette similitude superficielle implique des rapports plus étroits. Nous entrons dans le domaine des probabilités.

Que ces apparences dépendent du métabolisme et soient cons-

titutionnelles, tout le prouve, la morphologie même quand on l'examine sans arrière pensée.

C'est ainsi que, parmi les Insectes précédemment examinés, plusieurs portent des épines éparses sur des parties très diverses du corps. Celles qui se trouvent à la face inférieure du fémur et du tibia peuvent, évidemment, donner l'impression d'une armure, surtout si l'Insecte capture des proies vivantes ; mais celles qui se trouvent en d'autres points ne sauraient donner la même impression. Les hanches épineuses des Mantes, les épines du bord supérieur et des faces latérales des appendices de *Naucoris cimicoïdes*, les brosses trochanteriennes du même Hémiptère, les épines du bord supérieur des fémurs de *Phymata crassipes*, celles du bord supérieur des tibias postérieurs des Criquets et des Phasgonurides, du bord supérieur des pattes de divers Carabiques, la spinulation presque générale de plusieurs Asilides, etc., la multiplicité de ces épines, leur localisation et surtout leur existence, ne peuvent être que la manifestation sensible d'un état général, certaines conditions étant données. Si, dans cet ensemble d'Insectes munis d'épines, nous choisissons spécialement ceux qui ont un certain régime alimentaire et dont les épines sont localisées d'une certaine manière, nous en tirerons, à coup sûr, une conclusion ; mais, faisant un choix arbitraire, nous tirerons forcément une conclusion arbitraire. C'est ainsi que les épines des tibias antérieurs des Phasgonurides, qui mangent la chair animale, prennent à nos yeux la valeur d'une armure préhensile, alors que les Criquets phytophages ont des tibias antérieurs munis d'une armure semblable. Aucun critère, morphologique, éthologique ou fonctionnel, ne doit donc limiter notre choix à une localisation plutôt qu'à une autre.

Quelle que soit la disposition morphologique que nous envisagions, la même remarque s'impose avec les mêmes conclusions ; nous n'affirmons l'utilité, et une certaine utilité, de l'une ou l'autre d'entre elles qu'à la faveur de groupements partiels ; dès que nous consentons à réunir *tous* les faits morphologiques qu'il faut obligatoirement réunir, notre affirmation se trouve contredite, parce que la morphologie elle-même ne la soutient plus et que, derrière elle, apparaît un phénomène plus profond et plus général.

Et pour grouper tous les faits dont le groupement s'impose c'est-à-dire pour apercevoir le phénomène profond et général, il ne suffit pas de se borner aux dispositions dites « normales » ; il faut tenir également compte des dispositions « anormales » et comparer celles-ci à celles-là. Fréquemment, alors, on aperçoit une correspondance remarquable. Or, comme les anormales sont incontestablement d'ordre constitutionnel, puisqu'elles dérivent du métabolisme embryonnaire, en dehors de tout mode de fonctionnement ou de tout genre de vie, on doit nécessairement accorder aux « normales » une genèse analogue.

Rien n'est plus instructif, à cet égard, que de rapprocher de Mammifères normaux, tels que les Bovidés et les Solipèdes, certains Mammifères ectroméliens. Aux uns et aux autres manque un os de la jambe, le péroné aux premiers, le tibia aux seconds ; chez tous, l'absence d'un os et son remplacement par un ligament fibreux s'accompagne d'absence de muscles et de reports d'insertions musculaires (1). La convergence morphologique ne fait ici aucun doute, car la ressemblance dérive de processus histogénétiques assez différents. Le ligament péronéal des Solipèdes succède à une ébauche cartilagineuse, tandis que le ligament tibial des Ectroméliens se différencie directement aux dépens des éléments conjonctifs embryonnaires (2). Si l'on n'examine que les Bovidés ou les Solipèdes, pour lesquels l'absence partielle du péroné est une disposition constante et héréditaire, on est presque fatalement conduit à penser, comme le pensent la plupart des naturalistes, que les processus ontogénétiques actuels aboutissant à la suppression de l'os sont la récapitulation et la suite de processus phylogénétiques provoqués par le genre de vie des ancêtres adultes. L'apparence extérieure pousse à cette interprétation, et notamment le fait que des muscles qui devraient s'insérer sur le péroné s'insèrent sur le tibia. Tout se passe, en effet, comme si le report d'insertion d'un os à l'autre dérivait de nécessités fonctionnelles, comme s'il existait, entre les modifications sque-

(1) Et Rabaud et A. Hovelacque. Etudes sur l'Ectromélie. I l'Ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 1923.

(2) A. Hovelacque et Noël. Etude embryogénique de l'absence congénitale du tibia chez des Souris ectromèles. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 1923.

lettiques et les modifications musculaires, une corrélation morphologique commandée par le mode d'activité des Solipèdes et des Bovidés.

Cette interprétation tombe aussitôt, quand on remarque, chez les Ectroméliens, la même concordance entre les tissus musculaires et osseux. Pour eux, la question d'adaptation fonctionnelle ou de corrélation morphologique ne se pose même pas, puisque les processus observés sont, fréquemment, des processus individuels, qui apparaissent au cours de la vie intra-utérine, bien avant que l'animal ait fait le moindre usage de ses membres. Toutes les différenciations se produisent chez eux aux dépens d'une masse embryonnaire commune, dont les éléments ont entre eux d'étroites relations de contiguïté. Les différenciations musculaires ne peuvent s'établir qu'aux dépens d'éléments situés au voisinage des éléments qui deviennent cartilages ou légèrement fibreux ; la fusion des masses musculaires ou les reports d'insertion découlent directement et uniquement de ces relations initiales des éléments histologiques.

L'interprétation rationnelle des faits se confond donc avec les faits eux-mêmes. La convergence indéniable qui rapproche Solipèdes et Bovidés des Ectroméliens résulte des conditions générales de nutrition de l'organisme en voie de développement ; elle n'a rien à voir, ni de près, ni de loin, avec une quelconque manière de vivre. La convergence est une coïncidence.

La coïncidence intéresse, suivant le cas, un petit nombre ou un grand nombre d'animaux. Limitée, pour ce qui est des Solipèdes et des Ectroméliens, plus étendue pour les Vertébrés aquatiques, plus étendue encore pour les appendices préhensiles, elle peut englober un nombre bien plus considérable encore d'animaux, lorsqu'il s'agit des organes des sens. Elle n'est peut être pas alors tout à fait de même nature.

La plupart des animaux, l'Homme y compris, possèdent, en effet, des sens morphologiquement comparables. Parfois, les organes terminaux, qui subissent les excitants antérieurs, diffèrent sensiblement, d'une espèce animale à l'autre ; parfois la sensibilité aux divers excitants varie d'une manière appréciable ; parfois encore un organe des sens fait ou paraît faire défaut.

Mais aucune donnée sérieuse n'autorise actuellement à admettre, chez un animal quelconque, l'existence de terminaisons sensibles à des excitants auxquels l'Homme serait complètement insensible. C'est là un fait très général, et dont il faut se pénétrer dès l'abord.

A ce fait s'en ajoute un autre, connu sans aucun doute : la similitude morphologique qui caractérise souvent ces organes des sens, quand on compare des animaux n'ayant aucune parenté proche. Cette similitude frappe d'une manière toute spéciale dans le cas particulier des yeux. Sans excepter même les yeux des Arthropodes et des Echinodermes, qui ont des traits communs avec ceux des autres animaux, les yeux ont, d'un groupe à l'autre, une structure convergente fort remarquable. Prenant comme terme de comparaison l'œil des Vertébrés, on trouve chez les Céphalopodes et chez les Annélides (du groupe des Alciopides) des yeux morphologiquement analogues : cornée, cristallin, rétine, grande cavité et couche pigmentaire.

Cette convergence surprend, à coup sûr, quiconque se contente de vues superficielles et de connaissances limitées. Bergson, notamment, la souligne dans son *Evolution créatrice* ; il croit voir en elle la manifestation d'un *élan vital*, entité de son invention. Pour peu que l'on descende dans le détail, on s'aperçoit que la convergence, sans être très lointaine, dissimule des divergences assez importantes. La principale réside dans la disposition de la rétine, dont les cellules sensorielles regardent vers le cristallin. De plus, si au lieu de s'en tenir à l'examen des yeux des Céphalopodes, on passe en revue les yeux des divers Invertébrés, on constate également, à côté de ressemblances plus ou moins proches, des différences très marquées. Les yeux de *Pecten*, Mollusques lamellibranches, ont bien, comme ceux des Vertébrés, des cellules sensorielles regardant en dehors, mais la forme générale et la structure de la rétine ne se ressemblent pas. Chez d'autres Mollusques, l'œil est une vésicule ouverte renfermant un corps réfringent (*Haliotis*, *Trochus*), et cette forme déjà simple conduit à de plus simples encore, à des invaginations tégumentaires constituant une rétine avec cellules visuelles différenciées et dépourvue de corps

réfringent ; ou bien, au contraire, aux amas pigmentaires de certaines Méduses, surmontés d'une sorte de cristallin.

Dès lors, ces faits rassemblés suggèrent une tout autre interprétation. Peut-être s'agit-il de convergence, mais elle est générale. Le plus grand nombre des Invertébrés possède, comme l'ensemble des Vertébrés, des terminaisons nerveuses photo-sensibles, très souvent accompagnées d'un corps réfringent ; et cette généralité montre, précisément, la genèse de la convergence. On ne peut guère l'attribuer au comportement, à la nécessité de voir, ou au fait que les radiations solaires frappent uniformément tous — ou presque tous — les animaux. Il est trop facile de montrer que de nombreux Invertébrés pourvus d'yeux n'en font guère usage et vivraient sensiblement de la même manière s'ils n'en possédaient pas. Les yeux palliaux de *Pecten*, notamment, n'interviennent guère dans le comportement de l'animal. Et l'on en peut dire autant des yeux céphaliques d'un très grand nombre d'Araignées : avant tout sensibles aux vibrations mécaniques, celles-ci capturent les proies avec une extrême précision, même si leurs yeux sont recouverts de vernis.

Il ne s'agit donc pas seulement d'une convergence morphologique ou fonctionnelle, mais de la traduction morphologique d'une propriété fondamentale de la substance vivante. Constitutionnellement, cette substance est sensible à des excitants extérieurs d'une certaine qualité ; et cette sensibilité appartient, non pas indistinctement à l'ensemble de la substance, mais à certains des éléments qui la composent. Lorsque se produisent les phénomènes de différenciation, ces éléments se localisent dans l'organisme, et comme ils sont nécessairement semblables d'une espèce à l'autre, puisqu'ils ont des réactions analogues, leur différenciation aboutit à des formations plus ou moins analogues. La similitude tient à la similitude essentielle et nécessaire des diverses substances vivantes ; les divergences tiennent aux particularités secondaires qui caractérisent chacune d'elles.

On ne peut comprendre autrement l'analogie des yeux et, d'une manière plus générale, celle des autres organes des sens. Morphologiquement, on peut parler de convergence et aussi de coïncidence ; mais la coïncidence tient aux conditions

même qui font qu'une substance a les propriétés d'une substance vivante, qu'elle est une substance vivante.

Ces cas mis à part, les convergences proprement dites ont une origine plus superficielle et sont nettement, nous l'avons vu, de l'ordre des coïncidences.

Mais alors, puisque ces coïncidences existent, qu'elles sont assez fréquentes, ne s'agirait-il pas d'une « répétition des formes » ? et n'indiqueraient-elles pas que le champ des variations possibles est, en somme, assez limité ? La question a été soulevée et j'ai été précédemment amené à l'examiner (1). Elle se présente ici sous un jour très précis et qui appuie tout ce que j'ai pu en dire. Il est remarquable que ces formes semblables, ces « répétitions », se rencontrent surtout dans des groupes assez voisins par leur organisation fondamentale. Les animaux pisciformes sont des Vertébrés, les appendices préhensiles appartiennent aux Arthropodes. Les ressemblances entre animaux plus éloignés sont moins fréquentes.

Ces constatations ont leur importance, car elles permettent de saisir la raison de ces prétendues « répétitions ». Suivant toutes probabilités, en effet, la similitude qui réunit divers animaux, les Vertébrés par exemple, tient à une origine commune, du moins à une constitution fondamentale commune. La similitude très étroite des processus essentiels de leur développement témoigne, en particulier, de cette parenté constitutionnelle. Ces animaux diffèrent, évidemment, par un certain nombre de propriétés secondaires qui se traduisent par les particularités diverses de leur organisation. Toutefois, bien que ces propriétés secondaires établissent des différences nettement accusées, elles ne créent pas une opposition de nature, le fond commun subsiste. Dès lors, quand des variations surviennent dans le métabolisme général des uns ou des autres, il n'est pas surprenant qu'elles se traduisent quelquefois, quant à la forme extérieure ou quant à la disposition des organes, par des dispositions comparables. Ces variations ne sont pas identiques, et telles que les uns soient la *répétition* des autres ; elles sont analogues et telles qu'en dépit d'une apparence extérieure sem-

(1) Etienne RABAUD, *La Tératogenèse*, Etude des variations de l'organisme, Paris, Doin, 1914.

blable, une différence existe cependant entre elles, manifestant que le métabolisme qui est à la base de chacune d'elles ne se résout pas en des intéractions identiques. Ce sont alors les convergences, toutes les convergences que nous connaissons. Le processus qui aboutit à l'os unique de la jambe des Solipèdes n'est pas celui qui aboutit à l'os unique de la jambe des Ectroméliens ; même s'il portait sur deux os homologues, l'un est une transformation directe du cartilage et l'autre, du tissu conjonctif embryonnaire ; mais, dans les deux cas, les propriétés des tissus sont semblables. Le membre antérieur de l'Oiseau et celui des Chéiroptères ont également en commun des dispositions analogues ; le segment antibrachial, notamment, n'a pas de mouvements de pronation et de supination. Mais ce résultat provient de processus différents, puisque l'Oiseau possède deux os normaux, solidement attachés l'un à l'autre, tandis que le Chéiroptère ne possède au complet que le radius, auquel se juxtapose et se soude la partie supérieure du cubitus. Ici encore, des parties homologues ont subi, par deux processus différents, des modifications convergentes. Et la différence entre les deux est assez accusée pour que l'articulation du carpe avec l'avant-bras ne soit même pas homologue d'un groupe à l'autre.

Pour multiplier les exemples, il suffirait de reprendre un à un les appendices préhensiles, pour lesquels nous avons vu les parties diverses caractérisées par des dispositions morphologiques simplement analogues. Ce n'est donc pas de « répétitions » véritables qu'il faut parler, mais d'analogies plus ou moins proches, facilitées par le degré de ressemblance fondamentale qui rapproche les animaux convergents ; l'analogie devient tout à fait lointaine, bien que la convergence existe, dès que cette ressemblance fondamentale est elle-même éloignée. La convergence qui rapproche, par exemple, l'aile du Vertébré et celle de l'Insecte est tout à fait superficielle et appartient à l'ordre des coïncidences pures, tout comme les ressemblances réunies sous le nom de mimétisme. Mais en nulle occurrence, proches ou lointaines, ces analogies ne procèdent d'une manière de vivre, ni d'influences extérieures communes.

Au surplus, il convient d'ajouter que, parmi les traductions

morphologiques du métabolisme embryonnaire, toutes ne sont pas également susceptibles de vivre et de se perpétuer. A l'ordinaire, nous restreignons l'étude aux formes convergentes qui subsistent et font souche ; nous venons de voir que les autres ont la même valeur générale et doivent entrer en ligne de compte.

Considérées du seul point de vue morphologique, les phénomènes de convergence n'ont donc pas une valeur très grande. Leur indépendance reconnue vis-à-vis du fonctionnement des organes et de la manière de vivre des organismes leur enlève, à ce point de vue, toute signification véritable. Même, la mise en série de formes semblables, telle que l'on puisse établir une transition entre deux extrêmes, ne procure aucune connaissance utile, extérieure à la morphologie. A supposer que l'on range les uns à côté des autres les divers Mammifères pisciformes, mettant en série, avec le plus grand soin, les ceintures et les appendices de façon à faire ressortir différences et ressemblances, où conduira et que suggèrera cette comparaison ? Sur le mode d'activité de ces animaux, nous pouvons faire toutes les hypothèses, admettre que leurs dispositions morphologiques représentent des « adaptations » variées à la vie aquatique, les unes exclusives, les autres mixtes ; ou bien, au contraire, supposer qu'elles correspondent à autant de degrés dans l' « adaptation », et en tirer cette conséquence que les uns sont complètement « adaptés » et les autres en voie d' « adaptation ». Mais nous n'avons aucune raison légitime d'adopter l'une de ces hypothèses ou une autre encore ; aucune d'elle n'établit entre les faits un lien logique et solide.

A supposer encore que nous étalions sous nos yeux toute la série des membres antérieurs des Vertébrés, nous ne pourrions que noter leur diversité, sans parvenir à formuler aucune interprétation sur la valeur et la signification de cette diversité.

Et si, dans un cas ou dans un autre, nous sortons de la constatation des faits morphologiques, nous tirons d'eux beaucoup plus qu'ils ne contiennent, à la faveur d'hypothèses fantaisistes. Si loin que nous étendions les comparaisons, nous ne parviendrons pas à sortir du domaine de la morphologie ; forcément cantonnés dans la description pure, nous n'y ajoutons rien en la

faisant comparative ; nous demeurons dans le cercle étroit des formes semblables, homologues ou analogues. Toutes nos hypothèses sur les rapports des formes avec le genre de vie se heurtent au fait que nos comparaisons, dominées par la morphologie, ne tiennent pas un compte suffisant de tous les autres phénomènes vitaux qui, eux aussi, et de la même façon, caractérisent l'organisme vivant et, au même titre, traduisent son métabolisme.

Ce sont tous ces phénomènes que l'on néglige communément, ou que l'on subordonne aux phénomènes morphologiques. Qu'on le veuille ou non, pourtant, et en dehors de toute hypothèse, l'organisme vivant est, avant tout, une masse de substance dont tous les éléments intéragissent les uns avec les autres et avec le monde extérieur. Cette double liaison ne cesse à aucun moment. Lorsque, en se développant, l'organisme se complique, les parties qui se différencient et deviennent morphologiquement distinctes peuvent perdre contact immédiat ; elles ne continuent pas moins d'influer les unes sur les autres, par la voie des milieux intérieurs qui se constituent. En conséquence, le métabolisme de chacune d'elles dépend essentiellement du métabolisme de toutes les autres, de sorte que la manière dont les parties se forment, leur développement et toutes leurs propriétés sont la résultante de ces *corrélations physiologiques* qui établissent, dès le début, l'unité de l'organisme et la maintiennent sans arrêt.

Il va de soi que la forme acquise par un organe et son mode de fonctionnement découlent de ces influences corrélatives ; on peut dire alors, de ce point de vue, que la forme d'un organe est corrélative de la forme de tous les autres, et inversement. Mais cette corrélation est essentiellement d'ordre métabolique ; elle tient aux influences réciproques des parties qui interfèrent dans tous les sens et de toutes les façons, compte tenu de la nature même des différenciations de ces parties. Leurs rapports morphologiques et leur fonctionnement ultérieur ne jouent naturellement aucun rôle ; si chaque partie traduit, pour sa part, l'état général résultant des interactions, la façon dont elle le traduit ne dépend pas des relations fonctionnelles que ces parties pourront contracter dans la suite, et des conditions ultérieures dans lesquelles se trouve l'organisme. Les contours

d'une partie quelconque ne contiennent rien qui implique les contours des parties voisines ; connaître les uns ne revient donc pas à connaître les autres : nous en avons donné des preuves suffisantes par le simple examen des formes, comparées à l'éthologie et au fonctionnement.

Nous revenons ainsi, par une autre voie, à la même constatation : l'étude des formes ne se suffit à elle-même qu'en demeurant descriptive ; elle est alors stérile et sans portée (1). La signification des formes ne peut être tirée que de leur étude conjuguée à celle du fonctionnement et de l'éthologie. Tout spécialement, dans le cas où des animaux très divers vivent dans les mêmes conditions et se comportent de manière analogue, la seule considération des formes conduit forcément à des conclusions erronées. C'est alors qu'apparaît nécessaire l'examen des propriétés physiologiques ; il montre comment ces animaux divers se groupent en fonction de leurs affinités et indépendamment de leurs formes, comment ils se comportent, dans certaines conditions, en raison des connexions de leur système nerveux : les Arthropodes carnassiers, attirés par les proies vivantes, capturent avec leurs pattes ou avec leurs mandibules ; les Vertébrés aquatiques nagent au moyen des ondulations de leur colonne vertébrale ou des battements de leurs appendices. Les dispositions morphologiques sont, pour ainsi dire, accessoires : des pattes sans armure constituent d'excellentes pinces, tandis que des appendices disposées en palettes ne fonctionnent pas comme instrument de propulsion. L'animal, prétend Buffon, tient sa destinée des organes avec lesquels il est né ; nous voilà loin de cette assertion périmée, qui voudrait renaître de ses cendres. Ce qui mène l'animal, ce sont ses affinités et l'architecture de son système nerveux ; il utilise les organes qu'il possède, sans en faire forcément l'usage qui nous semblerait le meilleur ; les palettes propulsives sans emploi, les pattes ravisseuses inactives, en sont de remarquables exemples.

Et ses affinités, nées de son métabolisme, retentissent aussi, peut-être, sur ce métabolisme. Il importe d'y insister et de mon-

(1) Cette constatation n'échappe pas à tous les naturalistes et certains pensent que la morphologie tire toute sa valeur de la finalité.... Le cercle vicieux est trop évident pour qu'il soit nécessaire d'y insister.

trer que les affinités sont, parfois, l'essentiel de l'histoire d'un animal. Cela ne veut pas dire, comme certains feignent de le croire, que les formes, et notamment les formes larvaires, n'ont aucune importance ; cela veut dire que ces formes larvaires pourraient bien être subordonnées aux comportements, fonction lui-même des affinités. L'exemple du cycle évolutif des Trématodes est, à cet égard, tout à fait expressif. De ce que la forme des larves successives permet de discerner les phases du cycle, prétendra-t-on que ces formes déterminent ces phases, provoquent les migrations et, celle-ci, les affinités? Depuis le miracidium libre jusqu'à la cercaire enkystée, n'est-ce pas tout le métabolisme qui règle la pénétration dans un premier hôte, la suite des générations de sporocystes ou de rédies, l'évasion de ce premier hôte et la pénétration dans un second où il s'enkyste ? n'est-ce pas le métabolisme qui règle en somme l'habitat ? et l'habitat, à son tour, ne règle-t-il pas le métabolisme ? Peut-on affirmer que les choses se passeraient de la même manière si le miracidium évoluait librement ? Et n'est-il pas évident que les naturalistes écrivant l'histoire des Trématodes doivent insister sur ces migrations — qu'ils signalent d'ordinaire brièvement — sans négliger pour cela les formes larvaires, qui ont aussi leur importance ?

Les affinités, origine du fonctionnement, sont, en toute occasion, spécifiques, comme les formes ; elles se manifestent toujours de la même manière dans les mêmes conditions, pour des animaux de même espèce. Il ne s'agit pas d'une question d'habitude ; on ne peut dire que les jeunes apprennent des parents un certain mode de fonctionnement : placés dans des conditions inaccoutumées tous les individus d'une même espèce se comportent de la même manière : des Lézards à vie terrestre, ramènent les pattes le long du corps dès qu'ils sont immergés ; l'immersion, condition inaccoutumée, détermine chez eux un réflexe ondulatoire.

Du coup, la notion de convergence s'élargit infiniment. Non seulement elle déborde le point de vue morphologique, mais elle déborde aussi le point de vue d'une simple ressemblance superficielle entre organismes différents. Elle atteint le cas, plus important peut-être, d'organismes semblables

placés dans des conditions nouvelles ; elle permet de comprendre comment ces organismes, l'Homme lui-même, en arrivent à se comporter de manière très analogue lorsqu'ils se trouvent en face de nécessités analogues. Le phénomène est particulièrement net pour l'Homme, à qui l'on accorde la faculté de choisir entre diverses alternatives et d'obtenir le même résultat par des voies différentes. Pourtant, il ne faut pas oublier que l'industrie des Hommes préhistoriques se retrouve, très comparable, dans des régions séparées par de grandes distances, et telles qu'on ne peut guère admettre des relations entre les individus qui les peuplaient. Dans la forme des outils que fabriquaient et utilisaient ces hommes, on constate, une convergence vraiment frappante ; la découverte du bronze paraît être un phénomène du même genre. Actuellement encore, on retrouve, parmi les populations incultes, des convergences analogues ; c'est ainsi que les barques en roseau du lac Titicaca et celles du lac Tchad sont identiques de forme et de technique [1]. Ces faits montrent bien que les conditions extérieures, l'environnement tout entier, déterminent, sur des systèmes nerveux très semblables, des réactions tout à fait comparables.

Pris de ce biais, les phénomènes de convergence se relient, on le voit, à toute une série de problèmes touchant aux manifestations mentales, et cette simple indication en montre l'importance. En conséquence, les considérations morphologiques se trouvent ramenées à leur véritable valeur. Elles ne sont assurément pas négligeables, et il faudrait se garder de les négliger ; mais, réduites à elles-mêmes, elles n'apportent qu'un médiocre secours pour la solution des questions biologiques ; elles ne valent qu'en liaison étroite avec les faits physiologiques et les faits éthologiques ; en dehors de cette liaison, il n'y a que descriptions et comparaisons permettant de répartir les organismes et de les classer, sans autre portée. Prétendre en tirer davantage, c'est confondre la partie avec le tout, c'est demander à l'une des manifestations vitales de donner ce qu'elle ne possède pas.

[1] Information que m'a obligeamment communiquée mon ami Paul Rivet, du Muséum.

L'histoire des phénomènes de convergence en fournit l'exacte démonstration ; réduites à la morphologie elles n'ont ni sens ni valeur ; du triple point de vue morphologique, fonctionnel, éthologique, elles permettent d'aborder l'analyse des questions biologiques les plus délicates.

167

SORTI DES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE BARNÉOUD
A LAVAL

168

169.

PUBLICATIONS
DU
BULLETIN BIOLOGIQUE

I
SUPPLÉMENTS AU BULLETIN BIOLOGIQUE

I. Etienne RABAUD, Recherches sur l'hérédité et la variation, *1 vol., 316 pages et 16 figures* (1919). 25 fr.

II. Ch. JOYEUX, Cycle évolutif de quelques Cestodes (Recherches expérimentales), *1 vol., 218 pages, 6 figures et 7 planches dont une en couleurs* (1920). 25 fr.

III. André HOVELACQUE, Anatomie et morphogénie d'une anomalie héréditaire des membres postérieurs, *1 vol., 156 pages, 54 figures* (1920). 10 fr.

IV. Albert CHAPPELLIER, Contribution à l'étude de l'hybridation et de l'intersexualité chez les Oiseaux, *1 vol., 163 pages, 71 figures, 2 planches* (1921). 20 fr.

V. Edmond SOLLAUD, Recherches sur l'embryogénie des Crustacés décapodes de la sous-famille des « Palemoninæ », *1 vol., 234 p., 17 figures, 5 planches* (1923). 25 fr.

VI. E. FAURÉ-FREMIET, Contribution à la connaissance des Infusoires planktoniques, *1 vol., 171 p., 57 fig.* (1924). 18 fr.

II
TRAVAUX DU LABORATOIRE DE WIMEREUX

I. Jules BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°, 305 pages, 16 planches coloriées et noires* (1877).

II. Paul HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°, 213 pages, 11 planches* (1879).

III. Romain MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°, 190 pages, 3 planches* (1880).

IV. Romain MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes, *in-4, 238 pages, 12 planches* (1881).

V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Etude des Bopyriens, *in-4°, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte* (1887).

VI. Eugène CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte* (1892).

VII. MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur Alfred GIARD à l'occasion du 25e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux (1874-1899), *in-4°, 636 pages, 33 planches et 30 fig. dans le texte* (1899).

VIII. Jules BONNIER, Contribution à l'étude des Épicarides, les Bopyridæ, *in-4°, 478 pages, 41 planches et 62 fig. dans le texte* (1900).

Dépositaires des Publications du Bulletin Biologique

Paris, Les PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE, 49, Boulevard Saint-Michel ;

Londres, DULAU & C°, 34-36, Margaret str., Cavendish sq.

IMPRIMERIE BARNÉOUD. — LAVAL (FRANCE).

170

Biol.
R.
210067
Author Rabaud, Etienne
Title Convergence en biologie.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU